Pr 3835

Revue Trimestrielle
Tome 28 – Fascicule 2
Juin 1997

ÉCOLOGIE

ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

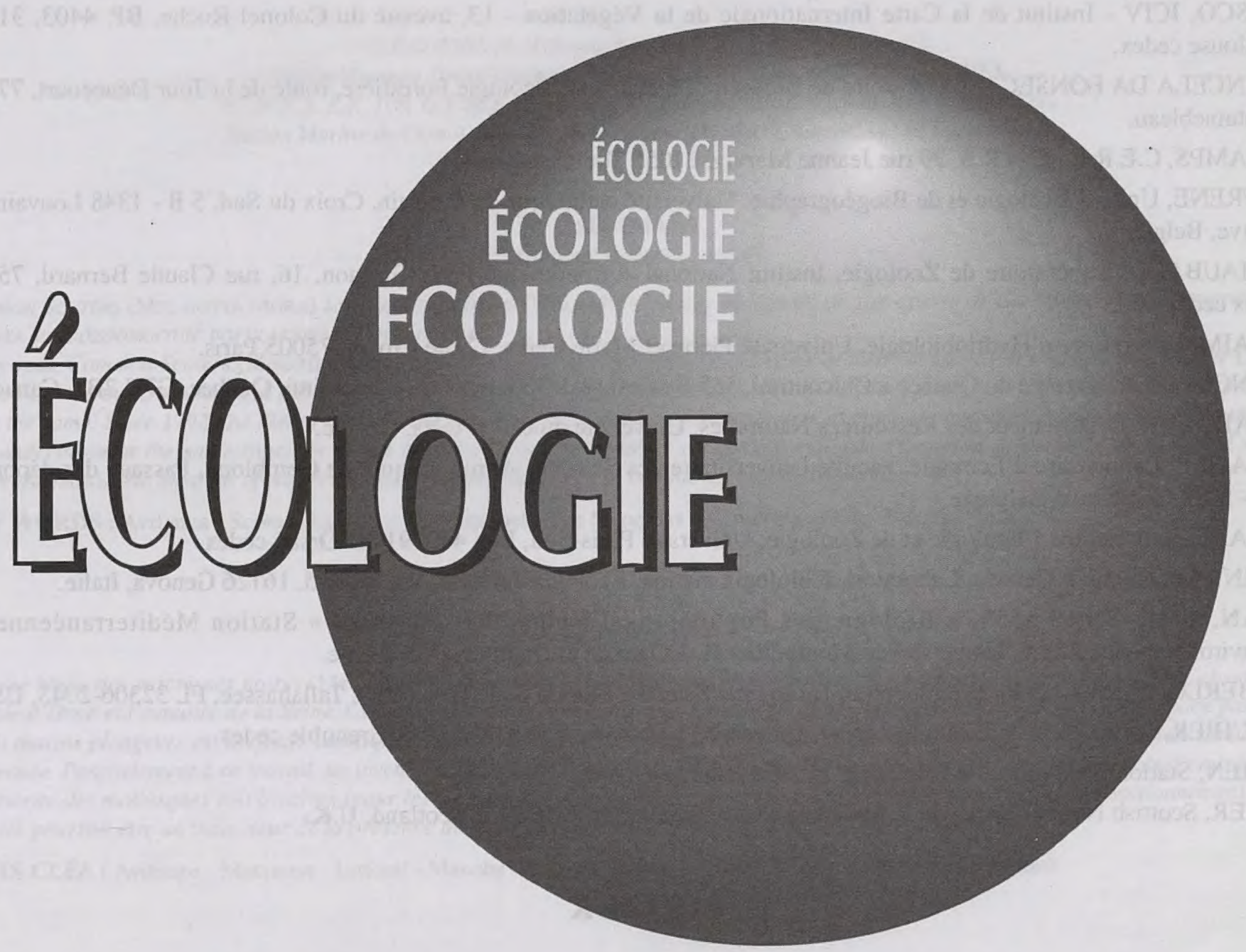
ISSN 1259-5314

25 JUIL. 1997

Source : MNHN

Source : MNHN

Revue Trimestrielle
Tome 28 – Fascicule 2
Juin 1997



BIBL DU MUSEUM PARIS

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 0395-7217

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00411573 5
Source MNHN

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

COMITÉ ÉDITORIAL

J.-C. AMIARD, Service d'Écotoxicologie, Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes Cedex.

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

M. BARBERO, Biosystématique et Écologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

F. BLASCO, ICIV - Institut de la Carte Internationale de la Végétation - 13, avenue du Colonel Roche, BP. 4403, 31405 Toulouse cedex.

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Écologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex.

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

A. FRANCOEUR, Université du Québec à Chicoutimi, 555 Boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, G7H 2B1, Canada.

S.I. GHABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Égypte.

F. MALAISSE, Laboratoire d'Écologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique.

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay cedex.

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie.

P. SILAN, UMR-CNRS 5555, « Biologie des Populations d'Helminthes Parasites » Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université de Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.

D. SIMBERLOFF, 109 Conradi Bldg, dept. of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043, USA.

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

ÉDITEUR

P. BLANDIN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

COMITÉ DE RÉDACTION

P. BLANDIN, J.-P. CANCELA DA FONSECA, R. DAJOZ, L. PALKA

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Écologie Générale, 4, avenue du Petit Château - F 91800 Brunoy

Association Loi 1901 - reconnue d'utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60852 63 00019

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (2) 1997 : 107-117

LES MACREUSES NOIRES *(MELANITTA NIGRA)* ET BRUNES *(MELANITTA FUSCA)* HIVERNANT AU LARGE DES CÔTES DU CALVADOS : RELATION ENTRE LE RÉGIME ALIMENTAIRE ET LES PEUPLEMENTS MACROZOOBENTHIQUES MARINS LITTORAUX*

Christophe AULERT[1] et Bernard SYLVAND[2]

[1] *G.E.O.P.H.E.N. (Géographie Physique et Environnement), GONm (Groupe Ornithologique Normand), Université, 14032 Caen CEDEX.*
[2] *C.N.R.S, E.R. 109, G.E.M.E.L. (Groupe d'Étude des Milieux Estuariens et Littoraux), Station Marine de l'Université de Caen, 54, rue Docteur Charcot, 14530 Luc-sur-Mer.*

SUMMARY
(original scientific paper)

COMMON SCOTERS (MELANITTA NIGRA) *AND VELVET SCOTERS* (MELANITTA FUSCA) *WINTERING OF THE COASTS OF CALVADOS: RELATION BETWEEN DIET AND SEA MACROZOOBENTHIC POPULATIONS ON THE LITTORAL*

Every year, Common Scoters (Melanitta nigra) *and Velvet Scoters* (Melanitta fusca) *come in their thousands to overwinter along the Calvados coast, between the Orne bay and the Seine estuary. The birds' wintering quarters remain constant year after year, and the use of space is always the same. Since 1992, the diet of these diving ducks has been examined in the course of population studies. An inventory of benthic fauna was undertaken at the same time. We found that the Scoters fed mainly on bivalve mollusks (Common Scoters) or on gatropod mollusks (Velvet Scoters). The location of wintering flocks could reflect certain benthic species distributions.*

KEY WORDS : Avifauna - Scoter - Littoral - The Channel - The Seine bay - Wintering - Diet - Benthic fauna.

RÉSUMÉ
(travail original)

Chaque hiver, des macreuses noires (Melanitta nigra) *et brunes* (Melanitta fusca) *séjournent par milliers le long des côtes du Calvados entre la baie d'Orne et l'estuaire de la Seine. Ces stationnements sont constants d'année en année et le mode d'occupation de l'espace par ces canards marins plongeurs est toujours identique. Depuis 1992, dans le cadre d'un suivi de ces populations, une étude du régime alimentaire a été menée. Parallèlement à ce travail, un inventaire de la faune benthique a été réalisé. Nous avons constaté que les macreuses consommaient en priorité des mollusques soit bivalves (pour les macreuses noires) soit gastéropodes (pour les macreuses brunes). Le stationnement des macreuses pourrait être un indicateur de la présence de certaines espèces benthiques.*

MOTS CLÉS : Avifaune - Macreuse - Littoral - Manche - Baie de Seine - Hivernage - Alimentation - Zoobenthos.

INTRODUCTION

Le littoral augeron, entre Varaville et Villerville (Calvados, Normandie) est l'un des principaux secteurs d'hivernage des macreuses noires (*Melanitta nigra*) en France, et le seul important pour les macreuses brunes (*Melanitta fusca*). Chaque année, des milliers de ces canards hivernent le long des côtes du Calvados ; ils ne fréquentent pas de façon homogène le littoral : les macreuses noires sont présentes sur l'ensemble du secteur d'étude avec une prédilection pour les sites compris entre le Home-Varaville et Cabourg et entre Blonville-sur-Mer et les Vaches-Noires, alors que les macreuses brunes n'occupent qu'un secteur compris entre les Vaches Noires et Blonville-sur-Mer. Des secteurs de côtes sont désertés : à Houlgate et entre Trouville-sur-Mer et Villerville (FIG. 2); ces deux lieux correspondent aux débouchés de deux fleuves côtiers : la Dives et la Touques.

En fait, le littoral augeron peut se diviser en 5 secteurs en fonction du mode d'occupation de l'espace par les

* Manuscrit reçu le 5 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 23 janvier 1997.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN

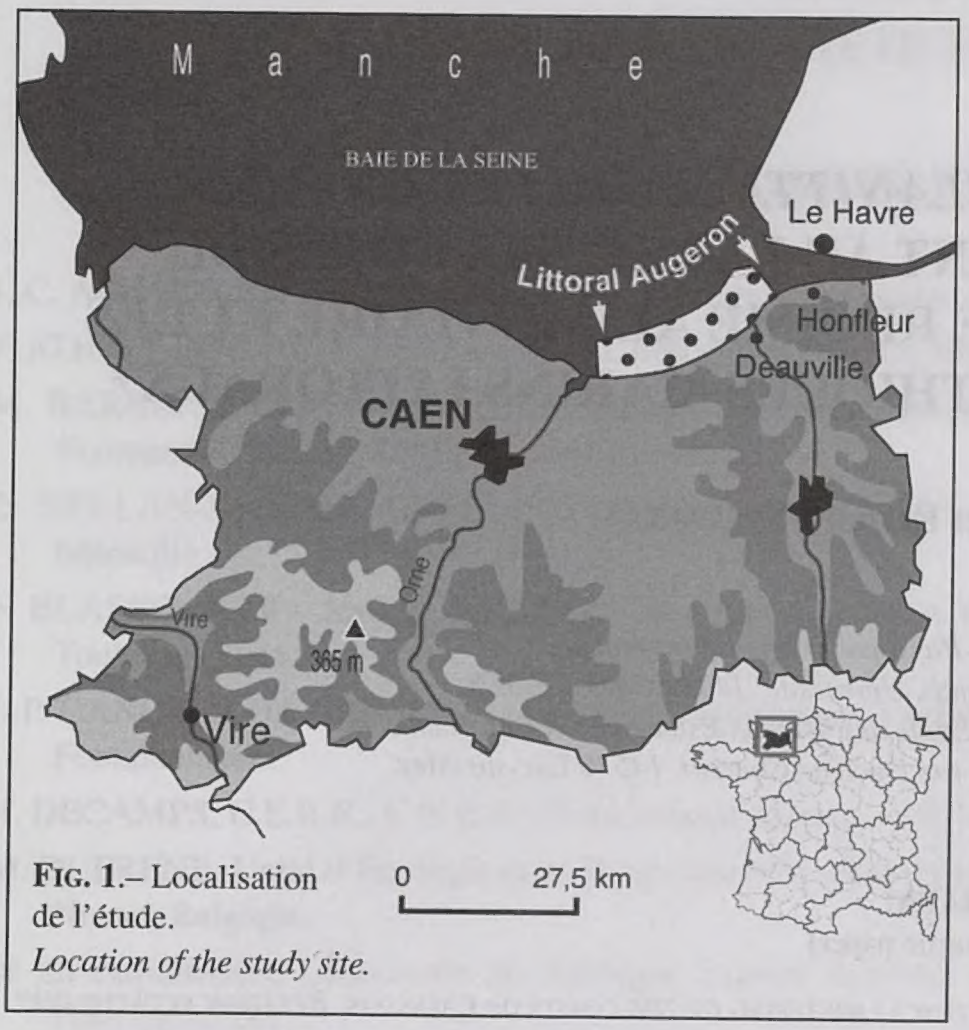


FIG. 1.– Localisation de l'étude.
Location of the study site.

macreuses. Le premier est très attractif pour les macreuses noires et correspond à la frange côtière comprise entre le Home-Varaville et Cabourg. Le deuxième correspond à une zone de très faible fréquentation : Houlgate. Le troisième attire, en très grand nombre, les deux espèces de macreuses ; il est compris entre les Vaches-Noires et Blonville-sur-Mer. Le quatrième est un secteur de transition où les effectifs des macreuses diminuent progressivement jusqu'à Trouville-sur-Mer. Enfin, le dernier, correspond à une zone où les macreuses brunes ont disparu et où les macreuses noires deviennent rares ; ce cinquième secteur s'étend entre Trouville-sur-Mer et Villerville. En fait, les deux espèces de macreuses ne cohabitent que sur une frange côtière restreinte à 8 km de long. Les macreuses brunes n'occupent qu'un quart du secteur d'étude alors que les macreuses noires sont présentes sur l'ensemble. Les macreuses brunes sont donc plus spécialisées spatialement que les macreuses noires. Ce mode d'occupation de l'espace par les macreuses est constant pendant toute la saison d'hivernage et se répète chaque année.

Cette attraction est-elle le reflet d'un milieu marin particulier ? L'étude des stationnements de ces deux espèces de canards marins plongeurs permettrait-elle de dégager les géofaciès en place ? Les macreuses peuvent-elles être utilisées comme bioindicateurs pour l'étude géographique d'un milieu marin ? Les ressources benthiques disponibles sont-elles la cause du mode d'occupation de l'espace par ces oiseaux ? Cet article est un début de réponse à toutes ces questions. En étudiant le régime alimentaire des macreuses hivernant sur le littoral augeron, nous tenterons de savoir si les stationnements sont influencés par l'alimentation de ces anatidés.

MÉTHODES

LES PRÉLÈVEMENTS

Les Macreuses noires (*Melanitta nigra*) et brunes (*Melanitta fusca*) sont en permanence sur l'eau à une distance maximale du trait de côte d'environ 5 000 m. Pour les prélever, on a utilisé un fusil de chasse de calibre 12 avec des plombs d'un diamètre maximum de 4 mm. Un ou deux tireurs étaient embarqués sur un bateau de type zodiac. Pour ces campagnes, une autorisation de prélèvement à été obtenue auprès de la Direction des Affaires Maritimes du Calvados. Cette dérogation nous donnait le droit de prélever nos macreuses dans la bande des 3 milles marins (5 556 m de la côte) entre Ouistreham et Trouville.

En vue d'un groupe de macreuses, nous nous approchions en essayant d'éviter leur envol avant d'être à portée de tir (50 m). Les conditions météorologiques devaient être clémentes et la mer calme. Avec cette méthode, il n'est pas possible de choisir l'espèce, le sexe ou l'âge des individus.

Ces prélèvements ont été effectués sur trois saisons d'hivernage : entre janvier et mars 1993, entre septembre 1993 et mars 1994, entre septembre 1994 et avril 1995.

Quarante cinq sorties en bateau ont été nécessaires (10 en 1993, 22 en 1993/1994 et 13 en 1994/1995). Au total, 45 macreuses ont été prélevées, 40 ont fait l'objet d'analyses de contenu stomacal.

DISSECTION ET ANALYSE DES CONTENUS STOMACAUX

Une fois prélevées, les macreuses étaient disséquées le jour même. Pour d'autres études (dosage des organochlorés et métaux lourds contenus dans l'organisme des macreuses), 20 g de plumes de corps et le foie étaient conservés. En même temps, le contenu du gésier, de l'œsophage et du jabot était vidé et conservé dans du formol dilué à 4 % dans l'eau. Une fiche signalétique était éditée pour chaque macreuse disséquée.

Les contenus stomacaux étaient ensuite triés, puis les fragments identifiés et dénombrés. Pour chaque contenu, l'état de lyse était noté de la manière suivante : en cours de lyse, très lysé, pratiquement pas de matière organique, pas de matière organique, vide.

ANALYSE STATISTIQUE

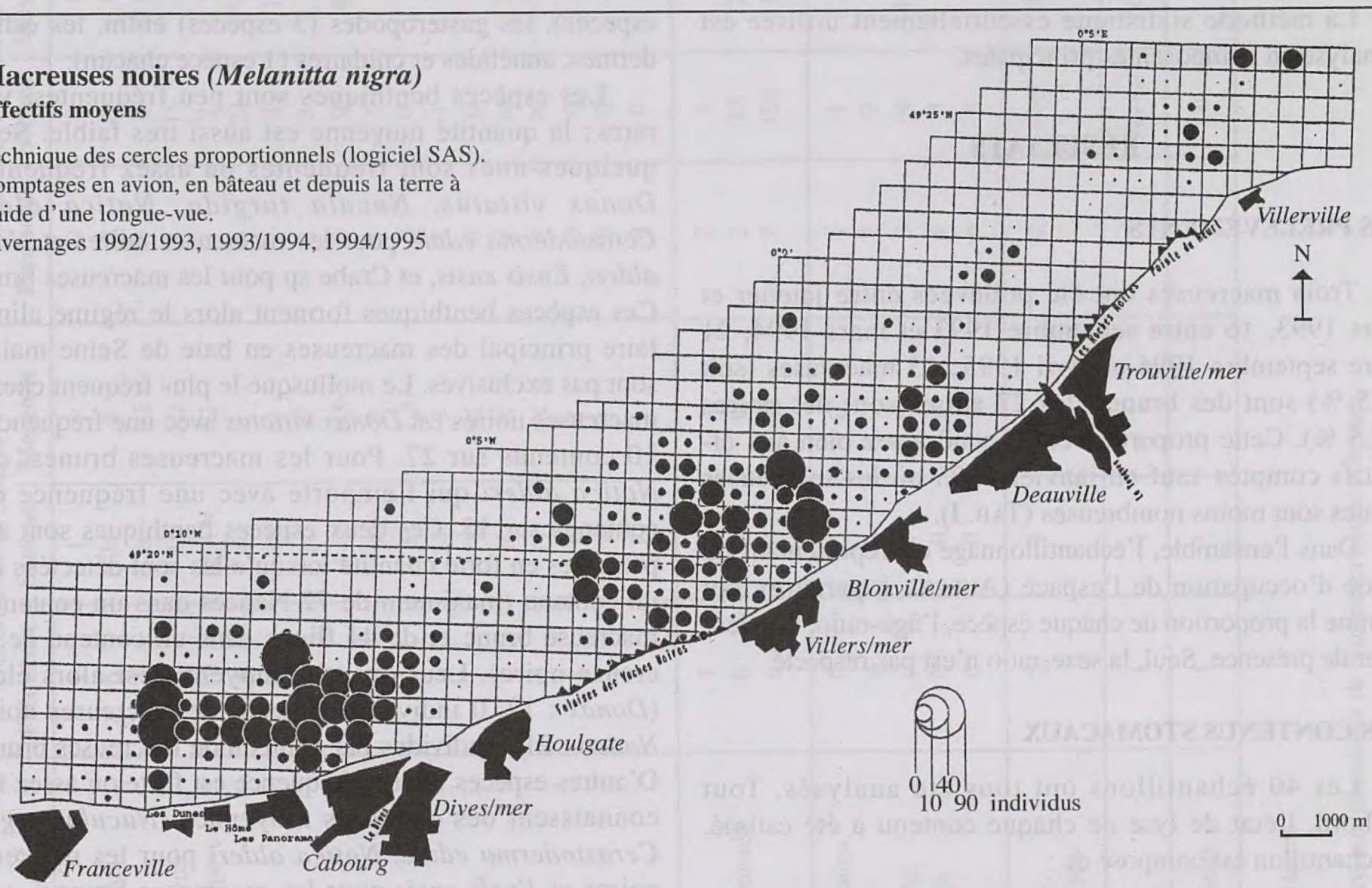
Les résultats ont ensuite été saisis sur ordinateur et analysés avec StatView™, SE + ; trente six variables ont été retenues : x1 Espèce, x2 Sexe, x3 Age, x4 Date de prélèvement, x5 Lieu de prélèvement, x6 Distance à la côte, x7 Etat de lyse du contenu, x8 à x36 Espèces benthiques identifiées dans au moins 1 contenu stomacal.

Source : MNHN

Macreuses noires *(Melanitta nigra)*

Effectifs moyens

Technique des cercles proportionnels (logiciel SAS).
Comptages en avion, en bâteau et depuis la terre à l'aide d'une longue-vue.
Hivernages 1992/1993, 1993/1994, 1994/1995



Macreuses brunes *(Melanitta fusca)*

Effectifs moyens

Technique des cercles proportionnels (logiciel SAS).
Comptages en avion, en bâteau et depuis la terre à l'aide d'une longue-vue.
Hivernages 1992/1993, 1993/1994, 1994/1995

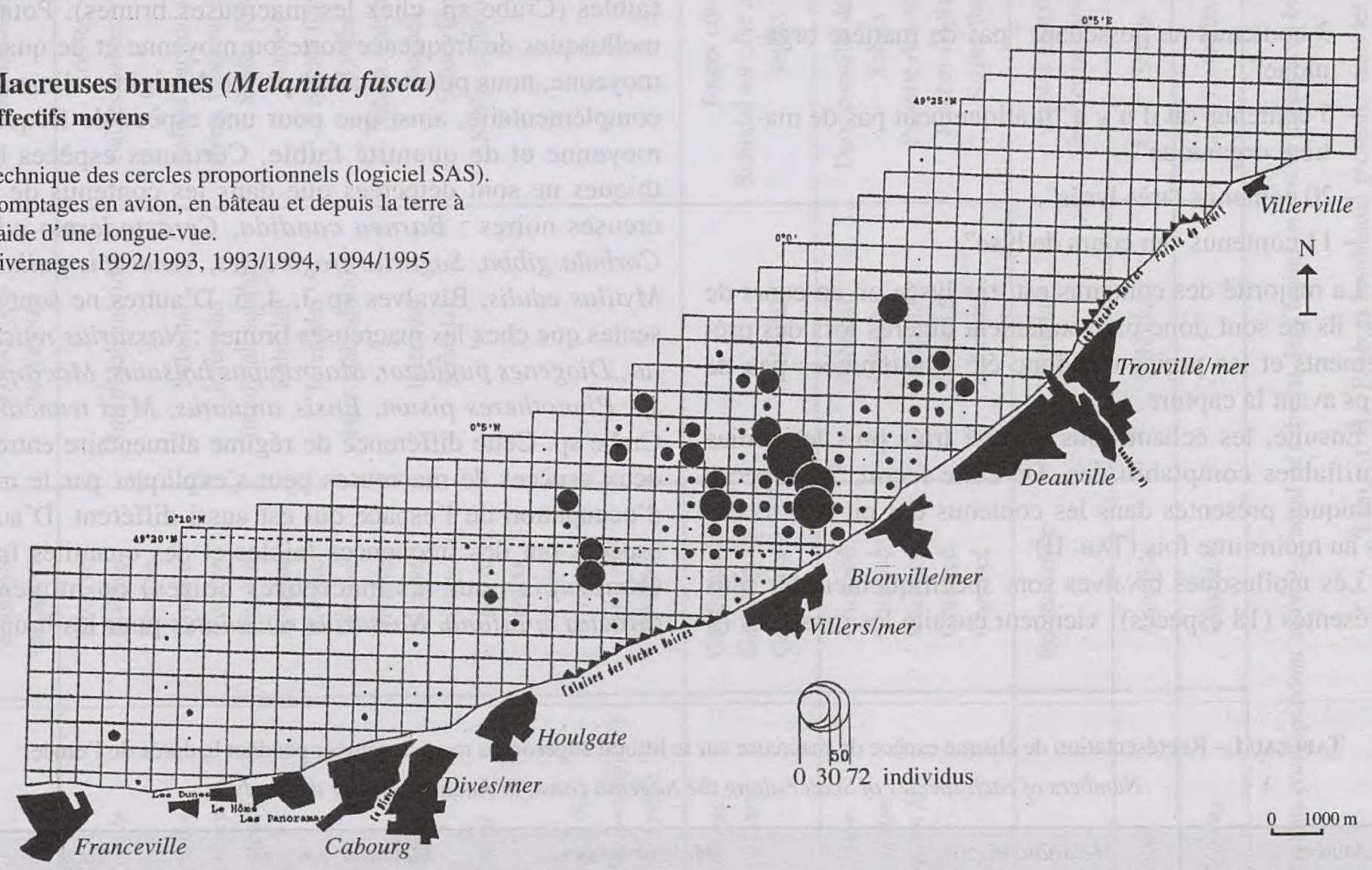


FIG. 2.– Localisation des macreuses noires et brunes pendant la période d'étude.
Distribution of Common Scoters and Velvet Scoters during the study.

Source : MNHN

La méthode statistique essentiellement utilisée est l'analyse en composantes principales.

RÉSULTATS

LES PRÉLÈVEMENTS

Trois macreuses ont été prélevées entre janvier et mars 1993, 16 entre septembre 1993 et mars 1994, 21 entre septembre 1994 et avril 1995 ; 13 macreuses (soit 32,5 %) sont des brunes, les 27 autres sont des noires (67,5 %). Cette proportion correspond assez bien aux effectifs comptés sauf en janvier 1995 où les macreuses brunes sont moins nombreuses (TAB. I).

Dans l'ensemble, l'échantillonnage est représentatif du mode d'occupation de l'espace (AULERT, à paraître) tout comme la proportion de chaque espèce, l'âge-ratio, le calendrier de présence. Seul, la sexe-ratio n'est pas respecté.

LES CONTENUS STOMACAUX

Les 40 échantillons ont tous été analysés. Tout d'abord, l'état de lyse de chaque contenu a été estimé. L'échantillon est composé de :

- 1 contenu "vide",
- 3 contenus ne possédant "pas de matière organique",
- 5 contenus où il n'y a "pratiquement pas de matière organique",
- 20 contenus "très lysés",
- 11 contenus "en cours de lyse".

La majorité des contenus est très lysée ou en cours de lyse ; ils ne sont donc pas totalement digérés lors des prélèvements et les proies ont donc été consommées peu de temps avant la capture.

Ensuite, les échantillons ont été triés puis les proies identifiables comptabilisées. De cette façon, 29 espèces benthiques présentes dans les contenus ont pu être recensées au moins une fois (TAB. II).

Les mollusques bivalves sont spécifiquement les plus représentés (18 espèces) ; viennent ensuite les crustacés (5 espèces), les gastéropodes (3 espèces) enfin, les échinodermes, annélides et cnidaires (1 espèce chacun).

Les espèces benthiques sont peu fréquentes, voire rares ; la quantité moyenne est aussi très faible. Seules quelques-unes sont fréquentes ou assez fréquentes : *Donax vittatus, Nucula turgida, Natica alderi, Cerastoderma edule* pour les macreuses noires et *Natica alderi, Ensis ensis*, et Crabe sp pour les macreuses brunes. Ces espèces benthiques forment alors le régime alimentaire principal des macreuses en baie de Seine mais ne sont pas exclusives. Le mollusque le plus fréquent chez les macreuses noires est *Donax vittatus* avec une fréquence de 10 contenus sur 27. Pour les macreuses brunes, c'est *Natica alderi* qui l'emporte avec une fréquence de 7 contenus sur 13. Ces deux espèces benthiques sont aussi présentes en forte quantité lorsqu'elles sont détectées dans un contenu (maximum de 72 Natices dans un contenu de macreuse brune et de 44 flions dans un contenu de macreuse noire). Leur quantité moyenne est alors élevée (*Donax* : 12, 0 individus/contenus de macreuses noires ; *Natica* : 21,4 individus par contenu de macreuses brunes). D'autres espèces dont la fréquence est forte ou assez forte connaissent des quantités moyennes (*Nucula turgida, Cerastoderma edule, Natica alderi* pour les macreuses noires et *Ensis ensis* pour les macreuses brunes), voire faibles (Crabe sp. chez les macreuses brunes). Pour les mollusques de fréquence forte ou moyenne et de quantité moyenne, nous pouvons alors parler de régime alimentaire complémentaire, ainsi que pour une espèce de fréquence moyenne et de quantité faible. Certaines espèces benthiques ne sont détectées que dans les contenus de macreuses noires : *Barnea candida, Cerastoderma edule, Corbula gibba, Sagartia troglodytes, Venerupis pullastra, Mytilus edulis*, Bivalves sp 3, 4, 5. D'autres ne sont présentes que chez les macreuses brunes : *Nassarius reticulatus, Diogenes pugilator, Macropipus holsatus, Macropipus sp, Pinnotheres pisum, Ensis arcuatus, Mya truncata* et Crabe sp. Cette différence de régime alimentaire entre les deux espèces de macreuses peut s'expliquer par le mode d'occupation de l'espace qui est aussi différent. D'autres espèces ont des fréquences faibles et des quantités fortes (*Venerupis* pour les macreuses noires) ou moyennes (*Mactra corallina, Nassarius reticulatus* pour les brunes) ;

TABLEAU I.– Représentation de chaque espèce de macreuse sur le littoral augeron au mois de janvier pendant la durée de l'étude.
Numbers of each species of Scoter along the Augeron coast, in January, during the study.

Années	*Melanitta nigra*		*Melanitta fusca*		*Melanitta species*		Total	
	%	N	%	N	%	N	%	N
Janvier 1993	53,8 %	1669	40,4 %	1253	5,8 %	179	100 %	3101
Janvier 1994	54,6 %	2394	42,4 %	1858	3,0 %	130	100 %	4382
Janvier 1995	80,3 %	9084	13,2 %	1499	6,5 %	733	100 %	11316

Source : MNHN

Especes	Embranchements	Zonations moyennes	Sédiments	Contenus M. Noires			Contenus M. Brunes		
				Fréquence	Somme	Moyenne	Fréquence	Somme	Moyenne
Barnea candida	Bivalve	?	Roches	1	1	1	0	0	0
Cerastoderma edule	Bivalve	Intertidal, subtidal	Sables, sables vaseux	6	24	4	0	0	0
Corbula gibba	Bivalve	?	?	4	6	1,5	0	0	0
Cultellus pellucidus	Bivalve	Subtidal	Sables purs ou vaseux	4	21	5,2	3	15	5
Donax vittatus (flion)	Bivalve	Intertidal	Sables, vases ou en épave	10	120+N	12	1	2	2
Ensis ensis (couteau)	Bivalve	Intertidal, subtidal	Sables fins	4	4	1	6	24	4
Ensis arcuatus	Bivalve	Subtidal	Sables	0	0	0	2	3	1,5
Ensis sp	Bivalve	Intertidal	Sables fins	1	N	N	3	3	1
Mactra corallina	Bivalve	Intertidal, subtidal	Sables	2	1+N	0,5	2	9	4,5
Mya truncata	Bivalve	?	Sables grossiers	0	0	0	1	1	1
Mytilus edulis (moule)	Bivalve	Intertidal	Roches	2	3	1,5	0	0	0
Nucula turgida	Bivalve	Subtidal	Sables fins	8	24	3	1	1	1
Venerupis pullastra	Bivalve	?	Sables caillouteux	1	12	12	0	0	0
Bivalve sp 1	Bivalve	?	?	1	N	N	1	N	N
Bivalve sp 2	Bivalve	?	?	1	N	N	1	N	N
Bivalve sp 3 (*Mya* ?)	Bivalve	?	?	1	1	1	0	0	0
Bivalve sp 4 (*M. corallina* ?)	Bivalve	?	?	1	1	1	0	0	0
Bivalve sp 5 (*Venerupis* ?)	Bivalve	?	?	1	1	1	0	0	0
Nassarius pygmaeus	Gastéropode	?	Toutes côtes	1	1	1	2	4	2
Nassarius reticulatus	Gastéropode	?	Subtidal sur côte accentuée	0	0	0	2	15	7,5
Natica alderi	Gastéropode	Subtidal	Sables	6	31	5,2	7	150	21,43
Diogenes pugilator	Crustacé	Subtidal	Dans coquille de *Natica*	0	0	0	1	1	1
Macropipus holsatus	Crustacé	Subtidal	Sables	0	0	0	2	2	1
Pinnotheres pysum M.	Crustacé	Intertidal	Parasite des moules	0	0	0	3	4	1,33
Macropipus sp	Crustacé	Subtidal	Roches ou Sables	0	0	0	1	1	1
Crabe sp	Crustacé	Intertidal	Sables fins	0	0	0	6	6	1
Ophiure sp	Echinoderme	Subtidal	Sables grossiers, Gravier ou sables fins	2	2	1	2	1+N	0,5
Pectinaria koreni	Annélide	Subtidal	Sables	1	1	1	1	N+++	N+++
Sagartia troglodytes	Cnidaire	?	Vases ou sables vaseux	1	1	1	0	0	0

N B : Les sédiments correspondent au type général de substrat dans lequel on trouve les espèces benthiques.

Tableau II.– Espèces benthiques présentes dans les contenus stomacaux de macreuses noires et brunes

Benthic species found in the stomachs of Common and Velvet Scoters.

Source : MNHN

le reste connaît des quantités faibles ou inconnues. Toutes ces espèces sont alors accidentelles et ne constituent qu'une faible part du régime alimentaire des macreuses au large du Pays d'Auge. Les mollusques de fréquence faible ayant une quantité forte ou moyenne dans les contenus ont été captés par les macreuses au hasard de leur pêche, la macreuse tombant sans doute sur un gisement important.

ANALYSE DES RÉSULTATS

La présence des proies dans les contenus stomacaux semble correspondre aux stocks disponibles de certaines espèces. Grâce à nos campagnes de prélèvement dans les sédiments, nous savons que *Donax vittatus* est très abondant sur le littoral augeron dans le bas de l'intertidal, en particulier à Cabourg (356 individus adultes et 1544 juvéniles par m^2), Villers-sur-Mer (252 individus adultes et 1280 juvéniles par m^2), au Home Varaville (180 individus adultes par m^2 et 1192 juvéniles), Deauville (24 individus adultes par m^2 et 12160 juvéniles), Blonville (24 individus adultes par m^2 et 1024 juvéniles), Vaches Noires (20 individus adultes par m^2 et 0 juvénile), Villerville (présence non déterminée) et enfin à Trouville (0 individu adulte par m^2 et 80 juvéniles). Par contre, aucune trace de *Donax* n'a été trouvée dans les sédiments d'Houlgate. Si nous comparons ces résultats avec les cartes des stationnements de macreuses (FIG. 2), nous constatons que les sites riches en *Donax* adultes sont très attractifs pour les macreuses et en particulier les macreuses noires. La quantité et la fréquence élevées de *Donax vittatus* dans les contenus stomacaux seraient alors révélatrices des stocks disponibles de cette espèce sur le littoral augeron. L'occupation de l'espace par les macreuses serait donc conditionnée par la présence de cette espèce. Pour les autres espèces (*Cultellus pellucidus, Cerastoderma edule,* la relation est moins nette.

À l'inverse, *Pectinaria koreni*, principale espèce benthique de la baie de Seine orientale qui caractérise le peuplement (peuplement à *Pectinaria koreni* et *Abra alba*) (SAUM, 1980) est rare (en fréquence) et faible (en quantité) dans les contenus et *Abra alba* n'y a pas été détectée. Pourtant, des études récentes (LAMBERT, 1991) démontrent que des populations importantes de géniteurs sont présentes au large de Deauville. Cet exemple montre que les macreuses sélectionnent certaines de leurs proies et ne consomment donc pas au hasard.

Natica alderi, espèce la plus présente dans les contenus de macreuses brunes, a été trouvée dans les sédiments au large des Vaches Noires (50 individus par m^2) et de Villers-sur-Mer (25 individus par m^2) à 2500 m de la côte. Le secteur de présence des Natices correspond assez bien au secteur de stationnement des macreuses brunes (FIG. 2).

L'analyse en composantes principales permet de dégager les facteurs les plus influents pour les contenus stomacaux. À partir des données brutes, une matrice de corrélation a pu être calculée et certaines influences ont été dégagées.

ESPÈCES CONSOMMÉES PRÉFÉRENTIELLEMENT PAR LES MACREUSES BRUNES

- Crabe sp : dans 6 contenus sur 13 (1 proie en moyenne par contenu). Cette espèce est assez fréquente dans les contenus et est exclusivement consommée par les macreuses brunes.

– *Ensis ensis* ($chi^2 = 9,45$; DDL = 5 ; P = 0,0921) : dans 6 contenus de macreuses brunes sur 13 (4 proies en moyenne par contenu) et dans 4 contenus de macreuses noires sur 27 (1 proie en moyenne par contenu). Les deux espèces de macreuses consomment Ensis ensis, mais chez les brunes, la quantité et la fréquence sont plus importantes.

– *Natica alderi* ($chi^2 = 16,44$; DDL = 9 ; P = 0,0581) : dans 7 contenus de macreuses brunes sur 13 (21,4 proies en moyenne par contenu) et dans 6 contenus de macreuses noires sur 27 (5,2 proies en moyenne par contenu). Cette espèce est la proie principale des macreuses brunes ; elle est présente dans plus de la moitié des contenus digestifs de macreuses brunes avec des quantités très élevées.

– *Pinnotheres pisum, Macropipus holsatus, Ensis arcuatus, Nassarius reticulatus, Mya truncata, Diogenes pugilator, Macropipus* sp : ces espèces sont exclusivement consommées par les macreuses brunes, mais en quantité et/ou en fréquence très faibles ou moyennes. Elles ne sont donc pas significatives dans le régime alimentaire des macreuses brunes.

– *Nassarius pygmaeus* : dans 2 contenus de macreuses brunes sur 13 (2 proies en moyenne par contenu) et dans 1 contenu de macreuse noire sur 27 (1 proie en moyenne par contenu). Cette espèce est consommée par les 2 espèces de macreuses, mais sa fréquence et sa quantité sont plus grandes chez les macreuses brunes. Ce n'est tout de même pas une espèce significative du régime alimentaire de ces dernières.

ESPÈCES CONSOMMÉES PRÉFÉRENTIELLEMENT PAR LES MACREUSES NOIRES

– *Donax vittatus* ($chi^2 = 4,89$; DDL = 8 ; P = 0,7687) : dans 10 contenus de macreuses noires sur 27 (12 + N proies en moyenne par contenu) et dans 1 contenu de macreuse brune sur 13 (2 proies en moyenne par contenu). Les flions constituent l'espèce principale du régime alimentaire des macreuses noires et sont très rarement consommés par les brunes.

– *Nucula turgida* ($chi^2 = 2,82$; DDL = 4 ; P = 0,5872) : dans 8 contenus de macreuses noires sur 27 (3 proies en moyenne par contenu) et dans 1 contenu de macreuse brune sur 13 (1 proie en moyenne par contenu). Cette espèce est pratiquement exclusivement consommée par les macreuses noires.

Source : MNHN

– *Corbula gibba, Cerastoderma edule* : espèces exclusivement consommées par les macreuses noires ; la fréquence est assez forte et la quantité faible ou moyenne.

– *Mytilus edulis, Barnea candida, Venerupis pullastra*, Bivalve sp 3, Bivalve sp 4, Bivalve sp 5, *Sagartia troglodyte* : espèces exclusivement consommées par les macreuses noires ; la fréquence et la quantité sont faibles. Ces espèces ne sont donc pas significatives du régime alimentaire des macreuses noires.

ESPÈCES CONSOMMÉES PRÉFÉRENTIELLEMENT PAR LES MACREUSES IMMATURES

– *Natica alderi* (chi2 = 12,04 ; DDL = 9 ; P = 0,2109) : dans 4 contenus de macreuses brunes immatures sur 6 (29,5 proies en moyenne par contenu) et dans 2 contenus de macreuses noires immatures sur 5 (2 proies en moyenne par contenu) contre 3 contenus de macreuses brunes adultes sur 7 (10,7 proies en moyenne par contenu) et 4 contenus de macreuses noires adultes sur 22 (6,7 proies en moyenne par contenu). Cette espèce benthique est donc plus consommée par les immatures de macreuses brunes que par les adultes en fréquence et en quantité. Cela ne se retrouve pas chez les macreuses noires.

– *Mya truncata, Barnea candida, Diogenes pugilator, Venerupis pullastra, Pectinaria koreni, Corbula gibba, Nassarius reticulatus* : espèces consommées préférentiellement par les macreuses immatures, mais de façon non significative.

ESPÈCES CONSOMMÉES PRÉFÉRENTIELLEMENT PAR LES MACREUSES ADULTES

– *Donax vittatus* (chi^2 = 5,75 ; DDL = 8 ; P = 0,6746) : dans 10 contenus de macreuses noires adultes sur 22 (12 + N proies en moyenne par contenu) et dans 1 contenu de macreuse brune adulte sur 7 (2 proies en moyenne par contenu) contre 0 contenu d'immatures sur 11. Cette espèce benthique est exclusivement consommée par les adultes. Elle constitue la proie principale des macreuses noires adultes.

– *Ensis ensis* (chi^2 = 1,71 ; DDL = 5 ; P = 0,8872) : dans 4 contenus de macreuses brunes adultes sur 7 (5,5 proies en moyenne par contenu) et dans 4 contenus de macreuses noires adultes sur 22 (1 proie en moyenne par contenu) contre 2 contenus de macreuses brunes immatures sur 6 (1 proie en moyenne par contenu) et 0 contenu de macreuse noire immature sur 5. Cette espèce benthique est plus consommée par les adultes que par les immatures (en fréquence et en quantité) chez les deux espèces de macreuses. Cela peut s'expliquer par la grande taille de ce mollusque.

– *Cerastoderma edule* (chi^2 = 2,08 ; DDL = 4 ; P = 0,7197) : dans 5 contenus de macreuses noires adultes sur 22 (4,6 proies en moyenne par contenu) et dans 1 contenu de macreuse noire immatures sur 5 (1 proie en moyenne par contenu). Cette espèce benthique, exclusive chez les macreuses noires, est plus consommée par les adultes que par les immatures, en fréquence comme en quantité.

– Bivalve sp 3, Bivalve sp 4, Bivalve sp 5, *Macropipus* sp : espèces exclusivement consommées par des adultes, mais la tendance n'est pas significative.

INFLUENCE DU LIEU DE PRÉLEVEMENT

– *Venepuris pullastra, Corbula gibba* : ces espèces ont été trouvées essentiellement dans des contenus stomacaux de macreuses prélevées au Home Varaville.

– *Nucula turgida, Sagartia troglodyte, Donax vittatus, Mytilus edulis* sont des espèces benthiques présentes dans les macreuses provenant de Cabourg.

– Blonville, Deauville et les Vaches Noires sont des points essentiels de prélèvement pour *Pectinaria koreni, Ensis arcuatus, Pinnotheres pisum, Cultellus pellucidus, Cerastoderma edule, Natica alderi, Ensis ensis* et Bivalve sp 1 et 2.

INFLUENCE DE LA DISTANCE DE PRÉLEVEMENT

Ici, les tendances ne sont pas évidentes ; il semblerait qu'*Ensis ensis*, Crabe sp, *Barnea candida, Nucula turgida, Corbula gibba, Mya truncata, Nassarius pygmaeus*, Bivalve sp 3, 4 et 5, *Macropipus* sp. soient plus fréquemment prélevés à des distances supérieures à 2 500 m. Par contre, *Donax vittatus, Macropipus holsatus, Nassarius reticulatus, Ensis* sp., *Cerastoderma edule* paraissent plus proches de la côte (< 2 500 m).

D'autres facteurs étaient pris en considération, mais ces derniers ne semblent pas influencer les contenus stomacaux : aucune différence entre les sexes n'a pu être décelée, la date de prélèvement ainsi que l'état de lyse ne semblent pas devoir être pris en cause non plus.

L'analyse en composantes principales permet de construire des graphes en fonction des facteurs les plus influents. Ainsi, 14 facteurs ont pu être calculés (facteur 1 : 13,7 % de contribution ; facteur 2 : 11,4 % de contribution). La figure 3 est la représentation graphique des 2 premiers facteurs. Sur l'axe 1, l'espèce est le facteur le plus influent ; les valeurs positives en abscisse correspondent aux proies des macreuses brunes et les négatives à celles des macreuses noires. Ensuite, l'âge des macreuses est influent sur l'axe 1. Ainsi, les immatures consomment préférentiellement les espèces benthiques ayant une valeur positive sur l'axe 1 et les adultes une valeur négative. Le facteur 1 est aussi influencé par le lieu de prélèvement des macreuses, les valeurs positives correspondant aux espèces benthiques consommées préférentiellement par des macreuses prélevées à Blonville et aux Vaches Noires, et les négatives aux espèces consommées par les macreuses

Source : MNHN

prélevées au Home-Varaville et à Cabourg. Sur l'axe 2, le facteur ayant le plus de poids est la date de prélèvement; les valeurs positives correspondent aux espèces benthiques détectées dans des contenus de macreuses prélevées essentiellement en 1995 et les valeurs négatives à celles prélevées en 1993 et 1994. Le sexe a aussi un poids assez fort sur l'axe 2. Cependant, ce résultat est à prendre avec précaution en fonction d'un échantillonnage déséquilibré. Nous pouvons dire ainsi que les valeurs négatives correspondent à des contenus stomacaux de mâles et certaines valeurs positives à des contenus stomacaux de femelles. Cela peut s'expliquer par le fait que les quatre seules femelles (échantillon faible) prélevées l'ont été en 1994/1995. Pour la distance à la côte, cela est moins net; il semblerait que les contenus des macreuses prélevées au-delà de 2 500 m. correspondent mieux aux espèces benthiques ayant des valeurs négatives sur l'axe des ordonnées. Les espèces benthiques ayant des valeurs positives, correspondraient davantage à des contenus de macreuses prélevées à des distances proches de la côte ou complètement aléatoires.

Pour ce qui est de l'état de lyse des contenus, ce dernier facteur n'a pratiquement pas de poids sur les 2 axes. Les facteurs les plus influents sont l'espèce, l'âge, le lieu de prélèvement et la date de prélèvement; les autres facteurs sont négligeables.

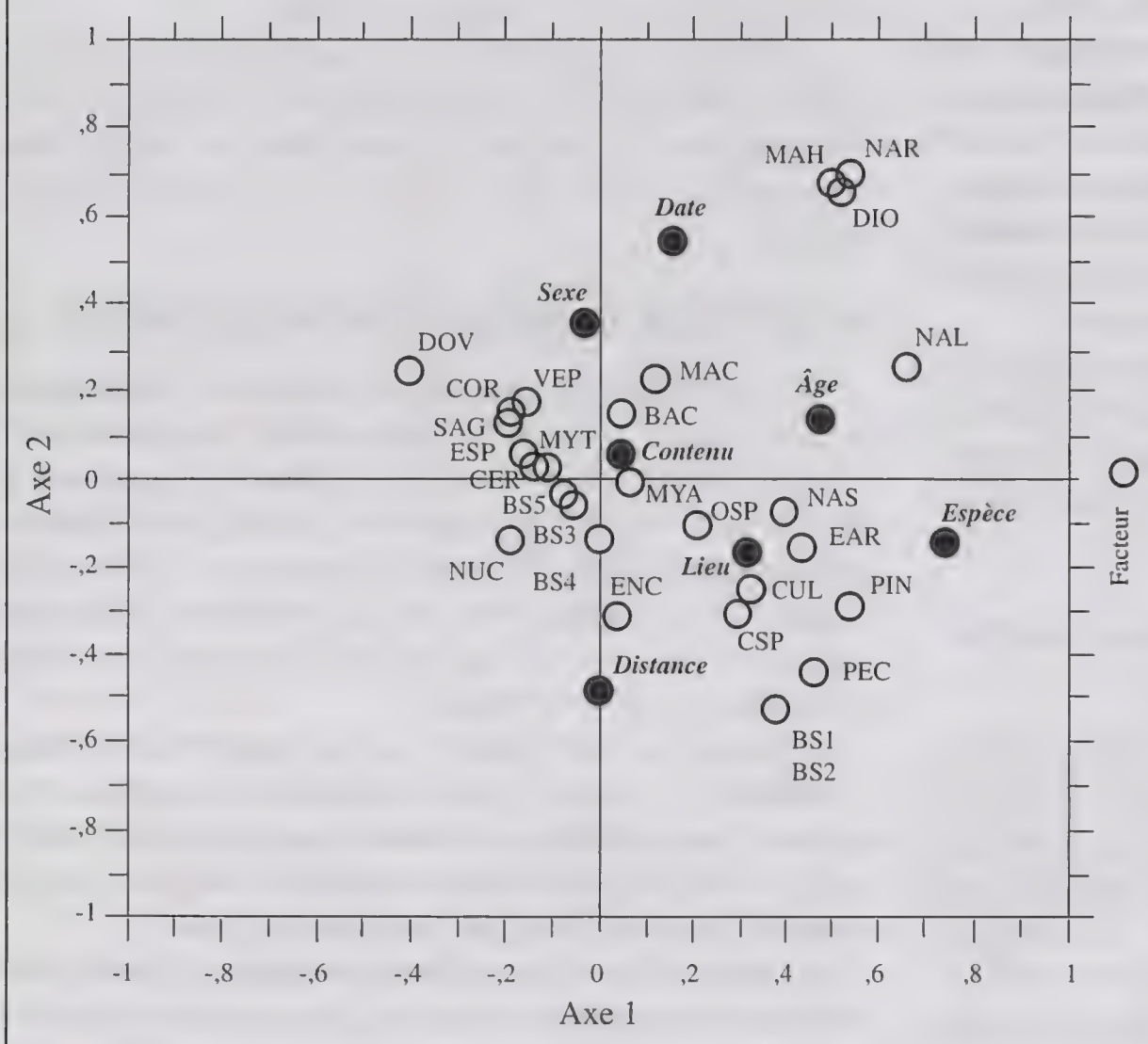
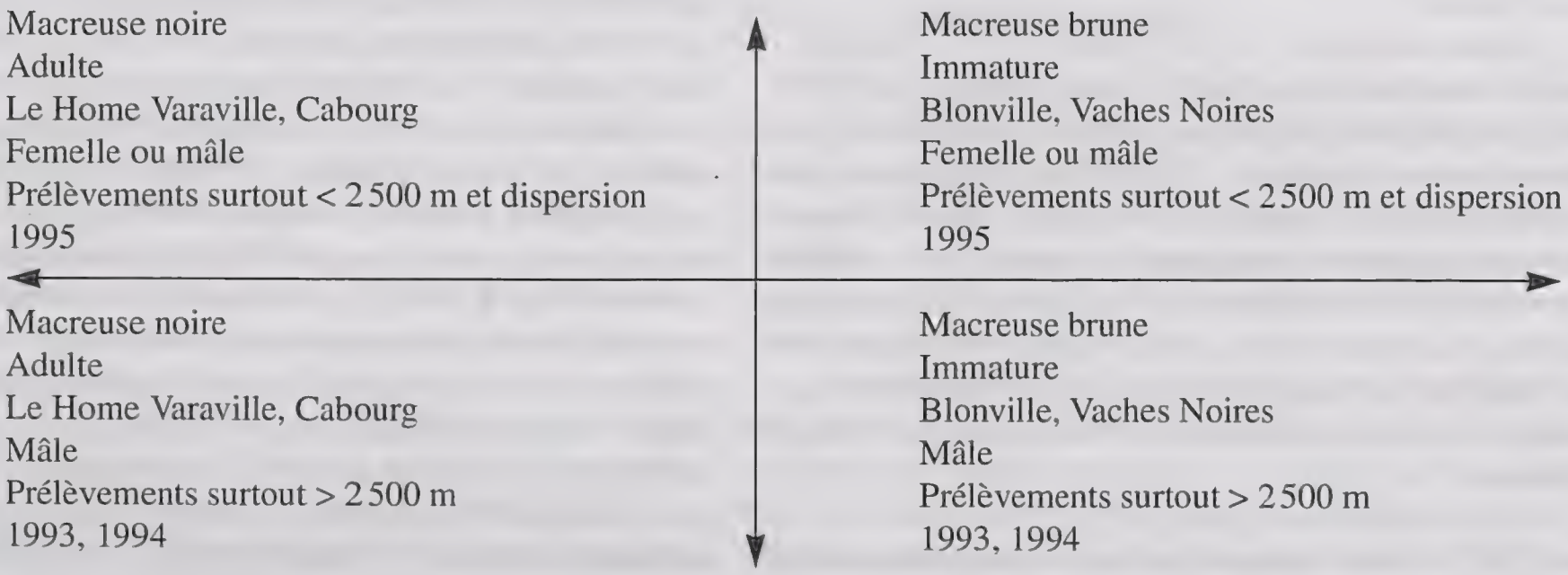


FIG. 3 & 4.– Représentation graphique des 2 premiers facteurs de l'ACP.

Scatterplot for the first two principal components.

NAS : *Nassarius pygmaeus*; NAR : *Nassarius reticulatus*; NAL : *Natica alderi*; BAC : *Barnea candida*; CER : *Carestoderma edule*; COR : *Corbula gibba*; CUL : *Cultellus pellucidus*; EAR : *Ensis arcuatus*; ENS : *Ensis ensis*; MYA : *Mya truncata*; MYT : *Mytilus edulis*; NUC : *Nucula turgida*; VEP : *Venepuris pullastra*; BS1 : Bivalve sp 1; BS2 : Bivalve sp 2; BS3 : Bivalve sp 3; BS4 : Bivalve sp 4; BS5 : Bivalve sp 5; DIO : *Diogenes pugilator*; MAH : *Macropipus holsatus*; PIN : *Pinnotheres pisum*; MSP : *Macropipus* sp; CSP : Crabe sp; SAG : *Sagartia troglodytes*; MAC : *Mactra corallina*; PEC : *Pectinaria koreni*; OSP : *Ophuire* sp; DOV : *Donax vittatus*; ESP : *Ensis* sp.



Source : MNHN

DISCUSSION

Cette étude permet pour la première fois, de connaître le régime alimentaire des macreuses hivernant au large du Pays d'Auge. Ces canards marins plongeurs se nourrissent essentiellement de mollusques bivalves (55,5 % des proies) et de gastéropodes (40,7 % des proies), mais aussi de crustacés (2,8 % des proies), d'échinodermes (0,6 % des proies), d'annélides et de cnidaires (0,2 % des proies chacun). Les deux espèces, *Melanitta nigra* et *Melanitta fusca*, n'ont pas le même régime alimentaire ; cette différence est due essentiellement aux lieux fréquentés et à l'âge des individus. Les macreuses noires consomment préférentiellement des mollusques bivalves (85,2 % des proies), puis des gastéropodes (13,2 % des proies), accessoirement des échinodermes (0,7 % des proies), des annélides et des cnidaires (0,4 % des proies chacun). Par contre, les gastéropodes sont les proies principales des macreuses brunes (69,8 % des proies) ; viennent ensuite les bivalves (23,9 % des proies), les crustacés (5,7 % des proies), enfin les échinodermes (0,4 % des proies) et les annélides (non dénombrés).

Le régime alimentaire des macreuses pendant l'hiver sous d'autres latitudes est aussi composé d'une grande majorité de mollusques (95,9 % au Danemark entre octobre et avril pour les macreuses noires) (CRAMP *et al.*, 1977). En baie de Seine, les mollusques représentent 98,4 % des contenus de macreuses noires et 93,7 % pour les macreuses brunes. DURINCK *et al.* (1993) démontrent que les macreuses consomment préférentiellement des mollusques bivalves en Mer du Nord. Sur le littoral augeron, cela se confirme pour les macreuses noires (bivalves : 85,2 % des proies), mais pour les macreuses brunes, ce sont les gastéropodes qui dominent (69,8 %). La particularité de la baie de Seine est donc la grande consommation de mollusques gastéropodes par cette dernière espèce qui est une grande consommatrice de Natica alderi (gastéropode). D'autres espèces benthiques composent le régime alimentaire principal des macreuses brunes : crabe sp, *Ensis ensis*. Pour les macreuses noires, l'espèce la plus consommée est *Donax vittatus* (bivalve) suivie de *Nucula turgida* (bivalve), *Natica alderi* (gastéropode) et *Cerastoderma edule* (bivalve). Les macreuses noires sont donc très spécialisées dans la capture de bivalves.

Les proies citées le plus souvent pour les macreuses en hiver sont les moules (*Mytilus edulis*) et les coques (*Cardium edule, Cardium nodosum*) (CRAMP *et al.*, 1977). Ces animaux sont très faiblement représentés dans les contenus stomacaux étudiés ici :

– *Cerastoderma edule* (coque) : jamais détectée chez la macreuse brune et 6 fois dans les contenus de macreuses noires (24 individus),

– *Mytilus edulis* (moules) : jamais détectée chez la macreuse brune et 2 fois dans les contenus de macreuses noires (3 individus).

Ces espèces benthiques fréquentent l'étage intertidal de notre secteur d'étude ; or les macreuses noires sont généralement plus proches de la côte que les brunes, ce qui peut expliquer la non prédation de ces espèces benthiques par les macreuses brunes. Les coques en Mer du Nord fréquentent de plus bas niveaux que sur nos côtes, ce qui peut expliquer une plus grande consommation de ce mollusque par les macreuses sous des latitudes plus septentrionales. Par contre, en baie du Mont-Saint-Michel, la consommation des moules de bouchots par les macreuses noires est certaine (SCHRICKE, 1993), ce qui peut s'expliquer par une meilleure accessibilité.

CONCLUSION

L'étude du régime alimentaire des macreuses noires et brunes hivernant le long du littoral augeron nous permet d'expliquer au moins en partie le mode d'occupation de l'espace par les deux espèces. Les macreuses brunes et noires n'ont pas le même régime alimentaire ; leur spectre alimentaire serait conditionné par l'étagement des espèces benthiques et le mode d'occupation de l'espace par les macreuses serait le reflet de cet étagement : les macreuses brunes plus éloignées de la côte que les noires, consomment en moins grand nombre des espèces benthiques caractéristiques de l'intertidal. Cette hypothèse est en accord avec celle de MADSEN (1954) qui démontre que la différence de régime s'accompagne de distances à la côte différentes pour les macreuses noires et brunes. De plus, les macreuses brunes fréquentent des lieux où la richesse benthique serait la plus importante, ce qui expliquerait leur plus grande exigence et leur spécialisation spatiale. OFFRINGA (1991) démontre que les macreuses se rassembleraient sur des secteurs où la nourriture serait superabondante. L'étude de l'occupation de l'espace par les macreuses pourrait alors être une méthode d'appréciation de la productivité benthique.

Certaines espèces benthiques présentes dans les contenus stomacaux n'ont pas été détectées dans les sédiments : *Nassarius pygmaeus, Barnea candida, Corbula gibba, Mya truncata, Venepuris pullastra, Diogenes pugilator, Macropipus* sp et *Sagartia troglodytes*. Ces espèces sont très peu présentes dans les contenus. Cela peut s'expliquer par le caractère accidentel de ces animaux à l'intérieur de notre domaine d'étude. À l'inverse, les annélides polychètes forment le groupe le plus représenté dans les sédiments mais une seule espèce a été détectée, en très faible quantité, dans les contenus (*Pectinaria koreni*). Dans la littérature, les annélides (Pectinaria) ne représentent que 4 à 8,3 % des contenus de macreuses brunes et 12,8 % chez

Source : MNHN

les macreuses noires (CRAMP *et al.*, 1977). En baie de Seine, les annélides sont encore moins consommées alors qu'elles sont fortement représentées dans le milieu. Ainsi, les contenus stomacaux des macreuses ne sont pas nécessairement le reflet de la totalité de la faune benthique en place, mais de certaines espèces qui composent leur régime alimentaire principal (mollusques bivalves et gastéropodes).

REMERCIEMENTS

Pour la réalisation de ce travail, je remercie particulièrement tous les adhérents du Groupe Ornithologique Normand qui ont participé activement à cette étude, en particulier : G. DEBOUT, J.L. CHEMIN et C. COUTARD. Ma reconnaissance va aussi à D.MULLOIS et G. HAUSER qui ont réalisé les traductions du français à l'anglais. Cette recherche a été financée par le Groupe Ornithologique Normand, l'Agence de l'eau Seine Normandie, le Conseil Général du Calvados et le Conseil Régional de Basse-Normandie. Elle s'inscrit dans un programme scientifique dirigé par le Groupe Ornithologique Normand.

BIBLIOGRAPHIE

CAUDRON, E., DUCROTOY, J.-P. & TRIPLET, P.,1983.– Avifaune et macrozoobenthos dans l'estuaire de la Somme : I. L'huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*) et les populations de coques (*Cerastoderma edule*) (Mollusque : bivalve). *L'oiseau et R.F.O.*, 53, 3 : 227-240.

CRAMP, S. *et al.*, 1977.– *The Birds of the Western Palearctic*. I, University Press, Oxford : 634-650.

DESPREZ, M., DUVAL, P., POTREL, M.C., SIMON, S. & EL-KAIM B. 1980.– *Rapport SAUM Estuaire de Seine, dossier n° 4, b/ Faune.*

DESPREZ, M., BRULARD, J.-F., DUPONT, J.-P., SIMON, S., SYLVAND, B. & DUVAL, P., 1983.– Écologie générale. Étude des biofaciès intertidaux de l'estuaire de la Seine. *C.R. Acad. Sc. Paris,* 296, III : 521-526.

DESPREZ, M., DUCROTOY, J.-P. & SYLVAND, B., 1986.– Fluctuations naturelles et évolution artificielle des biocénoses macrozoobenthiques intertidales de trois estuaires des côtes françaises de la Manche. *Hydrobiologia,* 142 : 249-270.

DUPONT, W. & SALIER, J.-P., 1973.– *Le littoral, Faune Normande*. Cercle Naturaliste de Haute-Normandie, Faculté des Sciences, Rouen : 60 p.

DURINCK, J., CHRISTENSEN, K.D., SKOV, H. & DANIELSEN, F., 1993.– Diet of the Common Scoter *Melanitta nigra* and Velvet Scoter *Melanitta fusca* wintering in the North Sea. *Ornis Fennica*, 70 : 215-218.

GENTIL, F.,1976.– *Distribution des peuplements benthiques en Baie de Seine*. Thèse de Doctorat de 3e cycle en océanographie, Paris 6 : 70 p + cartes.

GENTIL F.,1986.– Dynamique de population de *Cultellus pellucidus* et *Tellina fabula* (bivalves) du peuplement des sables envasés de la baie de Seine orientale (Manche). *Haliotis,* 15 : 135-142.

GIRARD, O., 1991.– *La Macreuse noire*. Bull. mens. O.N.C., 158, Fiche technique 71 : 4 p.

GIRARD, O., 1991.– *La Macreuse brune*. Bull. mens. O.N.C., 158, Fiche technique 72 : 3 p.

GIRARD, O., 1991.– Réunion de Fulgso (Danemark) : quelques données sur les canards marins de l'ouest Paléarctique. *Bull. mens. O.N.C.,* 159 : 11-15.

GOUDIE, R.I. & ANKNEY, C.D., 1986.– Body size, activity budget and diets of sea ducks wintering in Newfoundland. *Ecology,* 67, 6 : 1475-1482.

LAMBERT, R., 1991.– *Recrutement d'espèces benthiques pélagiques en régime mégatidal. Cas de* Pectinaria koreni *(Malmgren), annélide polychète.* Thèse de biologie, Université de Rennes I : 176 p.

OLIVIER, F., 1992.– *Rôle des mécanismes de dépôt-remise en suspension des post-larves de* Pectinaria *(Lagis) koreni (Malmgren) (annélide polychète), en régime mégatidal, dans le devenir des populations.* DEA Biologie des Populations et Écoéthologie, université de Rennes I : 30 p + annexes.

SCHRICKE, V., 1993.– La baie du Mont-Saint-Michel, première zone de mue en France pour la macreuse noire (*Melanitta nigra*). *Alauda,* 61, 1 : 35-38.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Common scoters (*Melanitta nigra)* and Velvet scoters (*Melanitta fusca*) are sea diving ducks which winter each year along the Calvados coast, between the Orne Bay and the Seine estuary. Common and Velvet Scoters do not use the same areas, and this spatial segregation remains stable for the duration of the season, and from year to year. Does this use of space reflect different benthic resources? Through the examination of the Scoters' stomach contents, we will attempt to determine the relationships between the spatial segregation and the birds' feeding habits.

The samples were obtained by shooting from a boat at sea. The ducks were then dissected in order to extract the contents of their stomachs. These were sorted, and the elements were identified and numbered. The state of decomposition was described.

The data were then submitted to a Principal Components Analysis. 36 variables were taken into account: species, sex, age, date and location of collection, state of decomposition and benthic species identified in at least one stomach content.

Sample size was small (40 individuals) but satisfactory, since both species were represented. Age-ratio and distribution over time and space were also satisfactory. Sex-ratio, however, was biaised (only 4 females out of 40 individuals).

For most sampled Scoters, the state of decomposition of the stomach contents indicated that the prey had been consumed only a short time before the birds were shot.

A total of 29 benthic species were identified, most of them bivalves (18 species). Crutaceans (5 species), gastropods (3 species), echinoderms (1 species), annelids (1 species) and cnidarians (1 species) were aso collected. Most species were rare in the stomach contents. The diet of the Common Scoter was essentially composed of bivalve mollusks (85% of the prey), in particular *Donax vittatus*. Other species such as *Nucula turgida* (Bivalve), *Natica alderi* (Gastropod) and *Cerastoderma edule* (Bivalve) also contributed to the Common Scoter's diet. Velvet Scoters mainly fed on *Natica alderi*, and also on *Ensis ensis* (Bivalve) and Crab (Crustacean). Other species were noted, but their low frequency and quantity made them appear as complementary or accidental.

The prey consumed by the Scoters appear to mirror the availability of certain benthic species.

Source : MNHN

The Principal Components Analysis enabled us to underline the most influencial factors of the Scoters' diet. Species is essential because Common and Velvet Scoters have different feeding habits, linked to the use of different feeding areas. Age is also important, as immatures do not prey on the same species as adults. Sampling location may be important as well, but its effects were not obvious. Sex-ratio and sampling date did not appear influencial.

In the literature, it has been shown that both Scoter species prey essentially on bivalve mollusks (95,9% in Denmark). Off the Augeron coast, this remains true for wintering Common Scoters, but Velvet Scoters prefer gastropods (69,8% of the prey). Both cockles (*Cardium sp*) and mussels (*Mytilus sp*) previously thought to be the Scoters' main prey, were only poorly represented in stomachs of Common Scoters (particulary *Mytilus edulis*) and never seen in stomachs of Velvet Scoters. These benthic species, along the Augeron coast, are found in the intertidal zone, close to the coast, whereas Velvet Scoters usually settle farther out at sea. In addition, in the North Sea, cockles prefer deeper situations than off Calvados, which may also help explain their greater contribution to the Scoters' diet at higher latitudes.

It was previously suggested that Scoters were present where benthic fauna was well developed. This was also observed in the Seine Bay, but the most abundant benthic species were not always the most predated.

The examination of the spatial distribution of Scoters could help estimate part of the benthic fauna stocks.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (2) 1997 : 119-128

EFFECT OF PHYSIOGEOGRAPHICAL FACTORS ON DESERT VEGETATION, WADI ALLAQI BIOSPHERE RESERVE, EGYPT: A MULTIVARIATE ANALYSIS*

Magdi M. ALI, Mohamed A. BADRI, Loutfy M. HASSAN and Irina V. SPRINGUEL

Botany Department, Faculty of Science at Aswan, South Valley University, Aswan 81528, Egypt

SUMMARY
(original scientific paper)

Flora and spatial variation of plant cover were surveyed in the Wadi Allaqi, an arid hot desert biome within the world's net-work of the Biosphere Reserves. One hundred and ten species, belonging to 35 families, were recorded. Chorological analysis indicates the predominance of biregional Saharo-Sindian + Sudano-Zambezian elements. Among the recorded species, Cleome paradoxa, Sesamum alatum, Gisekia pharnaceoides, Anticharis linearis *and* Anticharis arabica, *are very rare in the Egyptian flora. Percentage frequency data for 60 species obtained from 26 sampling sites were used in multivariate analysis. TWINSPAN classification reveals six species assemblages of accidental vegetation. CCA indicates that physical properties of the wadi deposits are the most important factors affecting the distribution of the accidental (precipitation dependent) vegetation. However, topographic features of the wadi and depth of the wadi deposits are the main environmental variables that characterize the permanent (ground-water dependent) vegetation in the area studied. This study shows that vegetation distribution in the studied area is largely dictated by environmental physiogeographic gradients that control the water availability in an extremely arid desert.*

KEY WORDS : Wadi Allaqi - Egypt - Desert vegetation - Physiogeographical factors - Canonical Correspondence Analysis (CCA).

RÉSUMÉ
(travail original)

EFFET DES FACTEURS PHYSIO-GÉOGRAPHIQUES SUR LA VÉGÉTATION DU DÉSERT DE LA RÉSERVE BIOSPHÈRE DU WADI ALLAQI, ÉGYPTE : UNE ANALYSE MULTIVARIÉE.

La flore et les variations dans l'espace de la couverture végétale ont été étudiées dans le Wadi Allaqi, un désert chaud aride faisant partie du réseau mondial des Réserves de Biosphère. Cent dix espèces appartenant à 35 familles ont été relevées. L'analyse chorologique indique la prédominance d'éléments de double origine Saharo-Sindienne et Soudano-Zambézienne. Parmi les espèces identifiées, Cleome paradoxa, Sesamum alatum, Gisekia pharnaceoides, Anticharis linearis *et* Anticharis arabica *sont très rares au sein de la flore d'Égypte. Les pourcentages de fréquence de 60 espèces, relevés sur 26 sites d'échantillonnage, ont été soumis à des analyses multivariées. Une classification par TWINSPAN met en évidence six assemblages d'espèces dans la végétation accidentelle (dépendant des précipitations). Une analyse canonique indique que les propriétés physiques des dépôts alluviaux des wadis sont les principaux facteurs déterminant la répartition de la végétation accidentelle. Les caractéristiques topographiques des wadis et la profondeur des dépôts sont les variables environnementales dont dépend le plus la végétation permanente (dépendant de l'eau du sous-sol). Cette étude montre que, dans le désert extrêmement aride du Wadi Allaqi, la répartition de la végétation est largement déterminée par les gradients environnementaux physiogéographiques qui contrôlent la disponibilité en eau.*

MOTS CLÉS : Wadi Allaqi - Égypte - Végétation de désert - Facteurs géographiques - Analyse Canonique.

* Manuscrit reçu le 2 avril 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 14 février 1997.

Source : MNHN

INTRODUCTION

In the last decade, Egypt has declared a number of conservation areas for the protection of desert biodiversity. One of these is Wadi Allaqi (FIG. 1) the most extensive drainage system in the Eastern Desert. It was declared a Nature Reserve (under statute 102/1983) in 1989 and a Biosphere Reserve within the UNESCO-MAB Programme in 1993. The extremely arid conditions prevailing in the Nubian Desert in Egypt, with rainfall less than 10 mm (SPRINGUEL & MEKKI, 1994), correspond very well to NOY-MEIR's (1973) definition of the desert ecosystem as a 'water controlled ecosystem with infrequent, discrete, and largely unpredictable water inputs'.

Precipitation in this part of the desert comes in discrete intervals varying from 1-15 days, and many years may pass without any rain. In such conditions, the vegetation is typical of the 'mode contracté' (MONOD, 1954) or 'restricted type' (WALTER, 1963), being confined to the water collecting channels of wadis within the desert area. The plant growth confined to the channels of the drainage systems discriminates "*run-off deserts*" from "*rain deserts*" (ZOHARY, 1962).

Wadis are the lowest portions of desert landscape, receiving water and deposits from more extensive drainage areas. In consequence, the moisture available there for perennial plant growth is considerably in excess of the actual rainfall. SAFRIEL *et al.* (1989) note that 'the spatial heterogeneity in water availability may be mostly due to factors other than actual precipitation, such as (a) topography, responsible for the spatial pattern of run-off and (b) physical and chemical nature of the desert surface, which either generates run-off or lets water infiltrate, to be stored in a pattern determined by the spatial mosaic of rocks and soil types. Thus, the extreme variation in local directions and velocities of water flow and in the capacity of soil patches to store water is responsible for the variation in water availability.

The upper and eastern tributaries of Wadi Allaqi receive rainfall mainly from the Red Sea Hills. Occasionally rainfall is sufficient to convert the wadi bed into a temporary stream a part of or all its length. In such rocky country, the run-off water that penetrates through the wadi deposits forms a subsurface flow (underground water) that supports the permanent vegetation of deeply rooted trees and shrubs. Water stored in the wadi deposit is the main source for the 'accidental' plant growth (KASSAS, 1966). This growth includes ephemeral and potential ephemeral plants (perennials that acquire ephemeral growth form - HAINES, 1951), and may also include a few perennials that subsist over a year on stored moisture. This vegetation growth usually lasts for a short season, then ends as the stored water dries up, and plants enter a long dormancy that extends for several years. In spite of wide reference in the literature (BATANOUNY, 1979), little is known about this 'accidental' vegetation

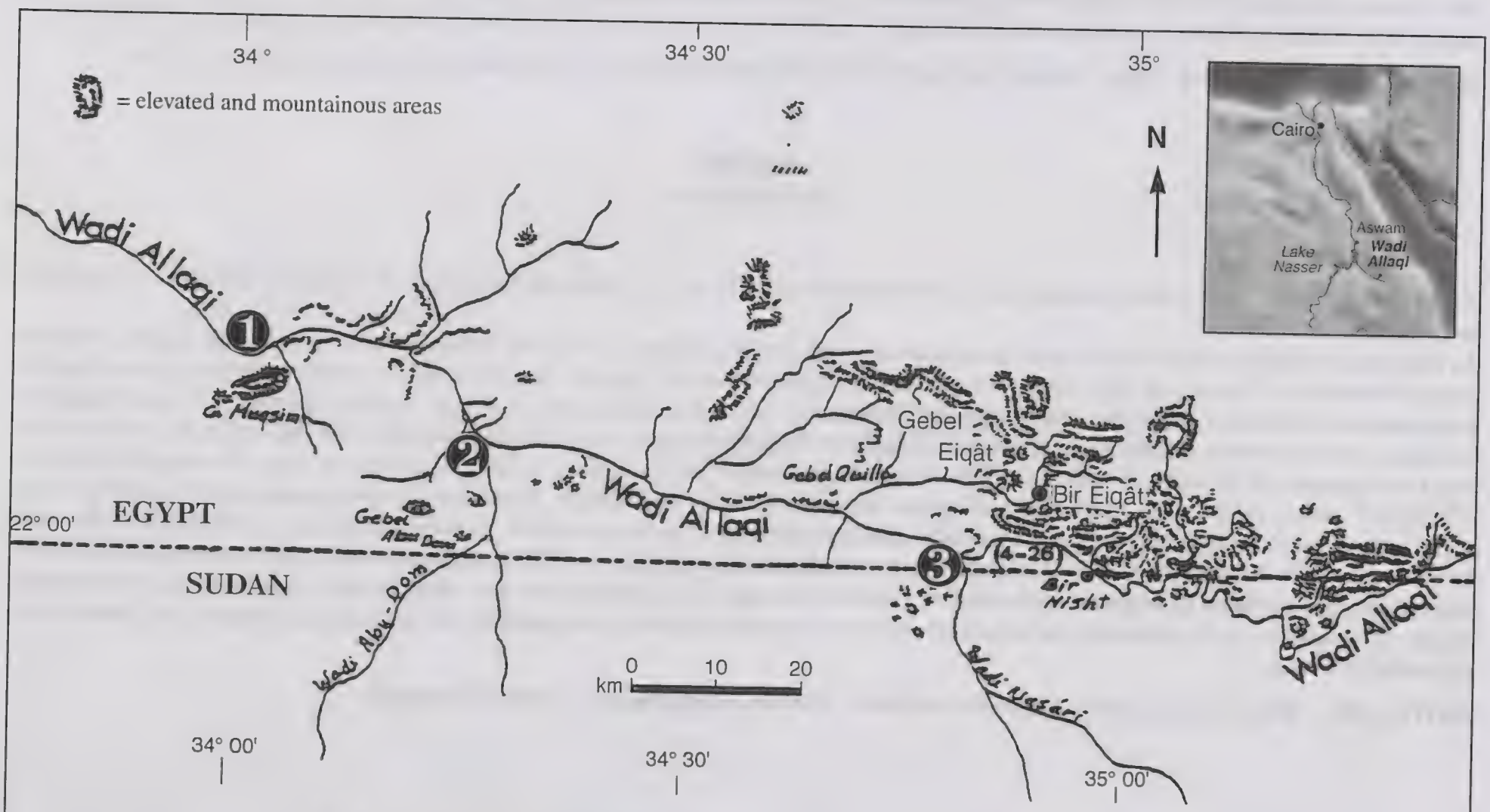


FIG 1.– Location map of Wadi Allaqi and the Eiqât area, showing the sites surveyed.
Localisation géographique du Wadi Allaqi et du secteur de l'Eiqât, avec les différents sites d'études.

Source : MNHN

type. KASSAS & GIRGIS (1969) described the accidental plant growth in the Nubian Desert (southern part of the Eastern Desert of Egypt and northern part of Sudan). BORNKAMM (1987) studied the accidental vegetation in the Western Desert and SPRINGUEL *et al.* (1990) observed initial stages of plant growth following a rain event in the Nubian Desert. However, no quantitative analyses were attempted, particularly plant grouping and spatial distribution in relation to environmental variables. One of the reasons is technical difficulties in conducting studies in remote areas at the right time and location, because of the very important spatial and temporal variability of this type of vegetation.

The present work is part of a research programme conducted in the Wadi Allaqi Biosphere Reserve, in a core area located in the upstream basin of the Wadi Allaqi system, in the area named Eiqât after the highest landmark mountain peak *Eiqât* rising to 1148 m asl. In its phytogeographical position, the flora of the present study area lies in the Saharo-Sindian region, bordered by the Sudano-Zambezian region to the south.

The study concerns

1) Biodiversity; particularly the floristic composition and chorological analysis of the flora of the Eiqât core area.
2) Plant distribution patterns; particularly the species assemblage of plants with episodic growth strategies (accidental vegetation type) and their spatial distribution in relation to environmental factors controlling water availability within the wadi landscape.

MATERIAL AND METHODS

VEGETATION SAMPLING

The floristic composition of the Eiqât area was studied during regular visits, both during rain events and in rainless periods, from 1990 to 1995. Collected plant specimens were deposited in the Herbarium of the Aswan Faculty of Science (ASW). The floristic categories are used here according to WICKENS (1976) and WHITE (1976). Plants were identified following TÄCKHOLM (1974), COPE & HOSNI (1991) and BOULOS (1995).

Phytosociological studies were conducted in February 1993, following a rain event in October 1992. Frequency percentages for 60 species were obtained on 26 sampling sites, each comprising ten randomly located 1 m^2 quadrats.

ENVIRONMENTAL VARIABLES

In this study, the working hypothesis is that the profound influence of the soil upon desert vegetation is to be attributed to its effects on the amount, availability, and continuity of the water supply (KASSAS, 1966). The soil acts as: a) a temporary storage for precipitation input and b) a regulator controlling the repartition of this input between the major outflows: run-off, drainage, evaporation, and uptake transpiration (NOY-MEIR, 1973). For each sampling site, the following environmental variables were described and measured: a) landscape and topography of the wadi: width of wadi or tributary, height of surrounding mountains and position of sampling site within the wadi; b) edaphic factors: texture of surface soil and thickness of deposits.

DATA ANALYSIS

Multivariate classification of the vegetation data was undertaken using Two-Way Indicator Species Analysis (TWINSPAN, HILL 1979). The field data were drawn up in matrix form of plant species x sample, and sample x environmental variable. Ordination analysis of the two matrices was carried out by Canonical Correspondence Analysis (CCA), using CANOCO program version 3.12-1991 (TER BRAAK, 1987). CCA is a method of multivariate direct gradient analysis in which gradients of plant community composition are directly related to variations in a set of 'explanatory' variables.

Species were divided into two sets: *a) permanent (woody perennial) vegetation* which comprises *Salvadora persica* L., *Leptadenia pyrotechnica* (Forssk.) Decne., *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan and *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *tortilis*, (Forssk.) Decne; and *b) accidental (annual and short living perennial) vegetation* which includes the remainder of the species recorded.

The environmental factors here are nominal variables represented by dummy classes. The texture of the soil surface type (with five classes) was dealt with as multiple regression (MONTGOMERY & PECK, 1982: chapter 6) by defining five dummy environmental variables: "thin silt" (layer up to 2 cm thickness), "thick silt" (layer > 2 cm thickness), "sand", "gravel" and "rock." For example, the variable "thin silt" takes the value 1 when silt layer < 2 cm thickness and the value 0 otherwise. Thickness of wadi sedimentary deposits comprises two dummy environmental variables: "thick wadi deposits" (> 5 m) and "shallow deposits" (< 5 m). The breadth of the wadis and their tributaries is represented by three dummy environmental variables: "wide", "moderate" and "narrow". The height of the surrounding mountains is represented by three dummy environmental variables: "high", "moderate" and "low". The position of the sampling site is represented by two dummy environmental variables: "side" versus "middle" of the wadi.

Source : MNHN

RESULTS

CHOROLOGICAL ANALYSIS

One hundred and ten species belonging to 86 genera and 35 families have been recorded in the Eiqât area so far. Table I shows that Sudano-Zambezian + Saharo-Sindian biregional species (57%) dominated the study area. Lower species percentages belong to monoregional elements of Saharo-Sindian and Sudano-Zambezian affinity (10% and 7%, respectively). The flora of the Eiqât area comprises plant species that are characteristic elements of the Sinai, Red Sea and Gebel Elba phytogeographical regions of Egypt. Leguminosae dominate the floristic list of the Eiqât area, followed by Compositae and Gramineae. Each of the families Nyctaginaceae, Gisekiaceae, Balanitaceae, Salvadoraceae, Menispermaceae, Loranthaceae, Amaryllidaceae, Geraniaceae, Rutaceae, Polygalaceae and Liliaceae is represented by only one species. In the Egyptian flora the genus *Anticharis* is represented by three species, all found in the study area. Among the species recorded, *Cleome paradoxa* DC., *Sesamum alatum* Thonn., *Gisekia pharnaceoides* L., *Anticharis linearis* (Benth.) Hochst. ex Asch. and *Anticharis arabica* Endl. are very rare in the Egyptian flora. Perennials represent 44% of the species recorded, and annuals 56%.

TABLE I.– Chorological analysis of the flora of the study area.
Analyse chorologique de la flore du site d'étude

PHYTOGEOGRAPHICAL ELEMENT	SPECIES (%)
Saharo-Sindian	9.3
Sudano-Zabmesian	6.5
Sudano-Zabmesian + Saharo-Sindian	56.5
Mediterranean + Saharo-Sindian	3.7
Saharo-Sindian + Irano-Turanian	2.8
Pluri-regional	12.9
Cosmopolitan	2.8
Palaeotropical	1.8
Pantropical	3.7

CLASSIFICATION

TWINSPAN analysis produced an ordered Two-Way table, classifying both samples and species into groups. The sample classification produced six ecologically meaningful 'end-groups' at the third hierarchical level of classification (FIG. 2). TWINSPAN identifies 'indicator species' that characterize the sample-groups delineated at each level of the classification. At level 1, TWINSPAN separated between sampling sites of the main channel of the wadi (coded A) and those of the small lateral tributaries (coded B). *Caylusea hexagyna* and *Asphodelus tenuifolius* are major indicators of samples from the main channel of the wadi (A). High frequency percentages of *Forsskaolea tenacissima* L. (80% at site 5), *Arnebia hispidissima* (Lehm.) DC. (90% at sites 16 and 23) and *Heliotropium arbainense* Fresen. (40% at site 6) characterized the other group (B) at level 1 (small lateral tributaries). At the third level of analysis, vegetation group I represents the bed of the wadi's main downstream channel (site 2) and is characterized by *Salsola imbricata* Forssk. Samples falling into vegetation group II were from the bed of the wadi's main upstream channel (Eiqât area) and were characterized by *Caylusea hexagyna* and *Lotononis platycarpa* (Viv.) Pic. Serm. Vegetation group III characterized the gravel terraces of the main channel and was dominated, at high frequency percentage (90%, at site 1), by *Fagonia indica* Burm. f. The remaining vegetation groups IV, V and VI, comprised samples drawn from the small lateral tributaries and were characterized by *Zygophyllum simplex* L. (group IV), and a diverse set of preferential pseudospecies: *Cleome chrysantha* Decne., *Cleome droserifolia* (Forssk.) Delile, *Fagonia indica* and *Anticharis glandulosa* Asch. (group V) or *Lotus glinoides* Delile (group VI).

CCA ORDINATION

The species-environmental variable biplots show the relations between both permanent (woody perennial) vegetation (FIG. 3) and the accidental (annual and short-lived perennial) vegetation (FIG. 4a-b) on one hand, and, on the other hand the environmental variables with the ordination axes. The nominal environmental variable are represented by points (■) in the ordination diagrams. Each class of the nominal variable gives one point which is located at the centroid of the sample scores belonging to the class. The species points and environmental points jointly reflect the relative abundance of species among the environmental classes.

a) Permanent vegetation.– In the CCA ordination diagram (FIG. 3), soil texture classes (rock, thin silt and thick silt) have negligible variances. They were therefore omitted. Several other environmental factor classes (gravel, sand, stands position, deposition depth, and broad wadi) were also omitted because of collinearity (TER BRAAK, 1987). The inter-set correlations (TAB. II) suggest that narrow wadis (**NW**) covered by shallow deposits (**SD**) are the major determinant of the distribution of the phanerophytes that form the permanent structure of the plant cover in the study area.

The first two ordination axes of vegetation and environmental variables explained 60% of the variance in the distribution of species among samples.

From the CCA diagram (FIG. 3), *Leptadenia pyrotechnica* and *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* are most frequent

Source : MNHN

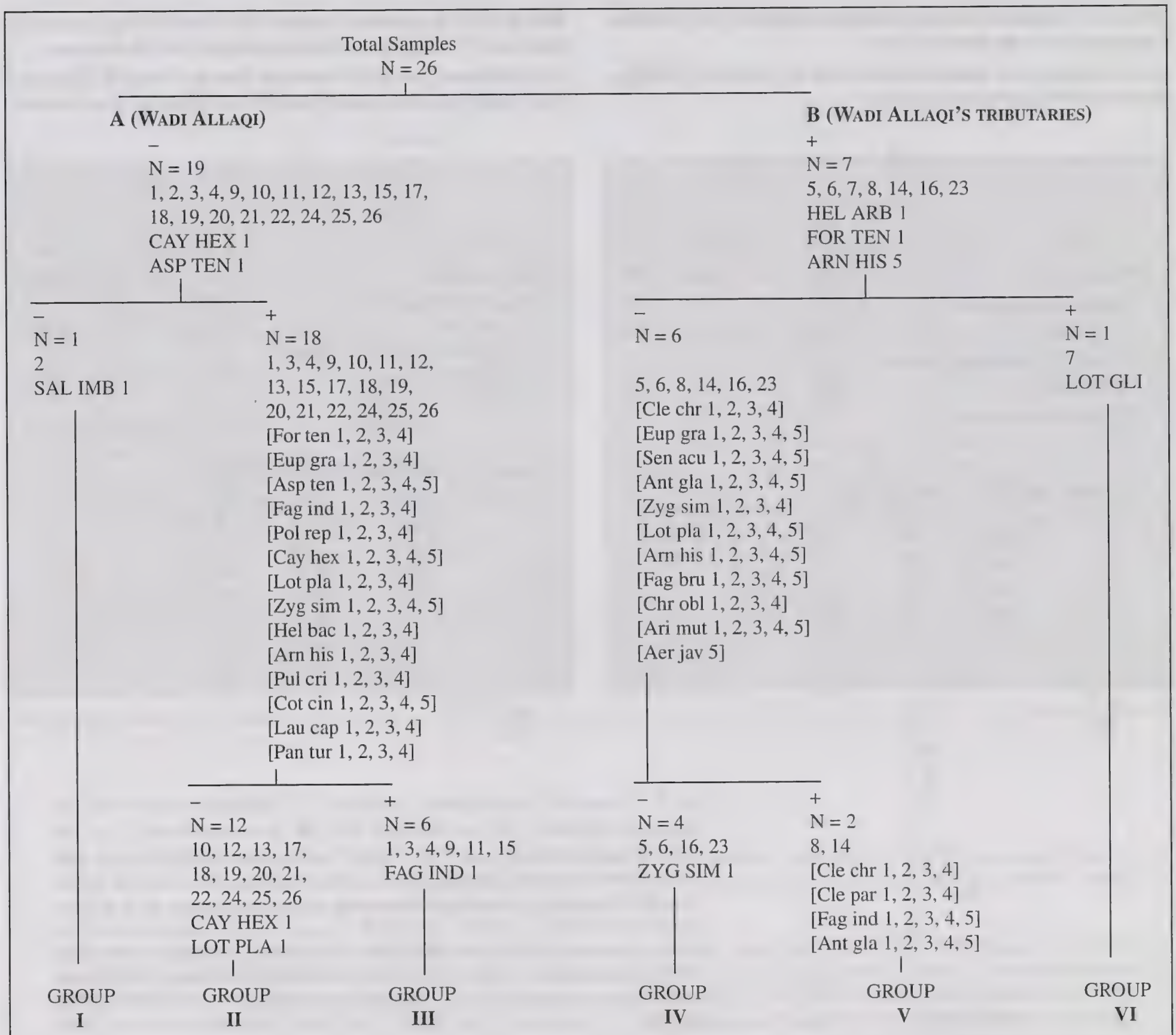


FIG. 2.– TWINSPAN dendrogram of 26 samples from the Wadi Allaqi and Eiqât area.

Dendrogramme de TWINSPAN avec les 26 sites d'échantillonnage du Wadi Allaqi et du secteur de l'Eiqât.

in the wadi parts of moderate width, whereas *Acacia tortilis* subsp. *tortilis* and *Salvadora persica* are frequent in the narrower parts of the wadi.

b) Accidental vegetation.– Eigenvalues in Table III show that axes 1 and 2 are more important than axes 3 and 4. High eigenvalues indicate that the total variation in species composition within the data set is relatively high.

The resulting CCA ordination diagram was cluttered and difficult to read. The particularity of sites 1 and 2 prevents the floristic variation of the other sites to be fully expressed. These sites were characterized by a few species either reaching high frequencies or not recorded on the other sites. For example, site 2 had a distinct species composition because *Salsola imbricata* and *Haplophyllum tuberculatum* (Forssk.) Juss. were not recorded elsewhere, and because *Astragalus vogelii* (Webb) Bornm. and *Cullen plicatum* (Delile) C. H. Stirt., both reached high frequencies (80% and 70%, respectively). Outliers (sites 1 and 2) were therefore removed and FIG. 4 was redrawn as two figures:

Source : MNHN

TABLE II.– Permanent (woody perennial) vegetation CCA ordination characteristics for the first four axes.

Caractéristiques des quatre premiers axes de l'Analyse Canonique de la végétation permanente ligneuse.

	AXES			
	1	2	3	4
• Eigenvalues	1.00	0.50	0.00	0.00
• Species-environmental correlations	1.00	1.00	0.00	0.00
• Cumulative percentage variance of species data	40.0	60.0	0.00	0.00
• of species-environment relation	40.0	60.0	0.00	0.00
Inter-set correlations (Multiplier 1000)				
NW	764	577		
MW	-418	-274		
SS	433	-289		
MM	165	433		
SD	620	274		

TABLE III.– Accidental (annual and short living perennial) vegetation CCA ordination characteristics for the first four axes.

Caractéristiques des quatre premiers axes de l'Analyse Canonique de la végétation accidentelle (annuelles et pérennes à durée courte).

	AXES			
	1	2	3	4
• Eigenvalues	0.53	0.34	0.28	0.22
• Species-environmental correlations	0.96	0.96	0.96	0.954
• Cumulative percentage variance of species data	14.8	24.1	31.9	38.1
• of species-environment relation	29.7	48.6	64.3	76.6
Inter-set correlations (Multiplier 1000)				
NW	-418	17		
MW	335	-199		
PM	-549	-340		
MM	-164	-639		
SD	-614	395		
S	465	-282		
G	-487	471		
TNS	355	-417		

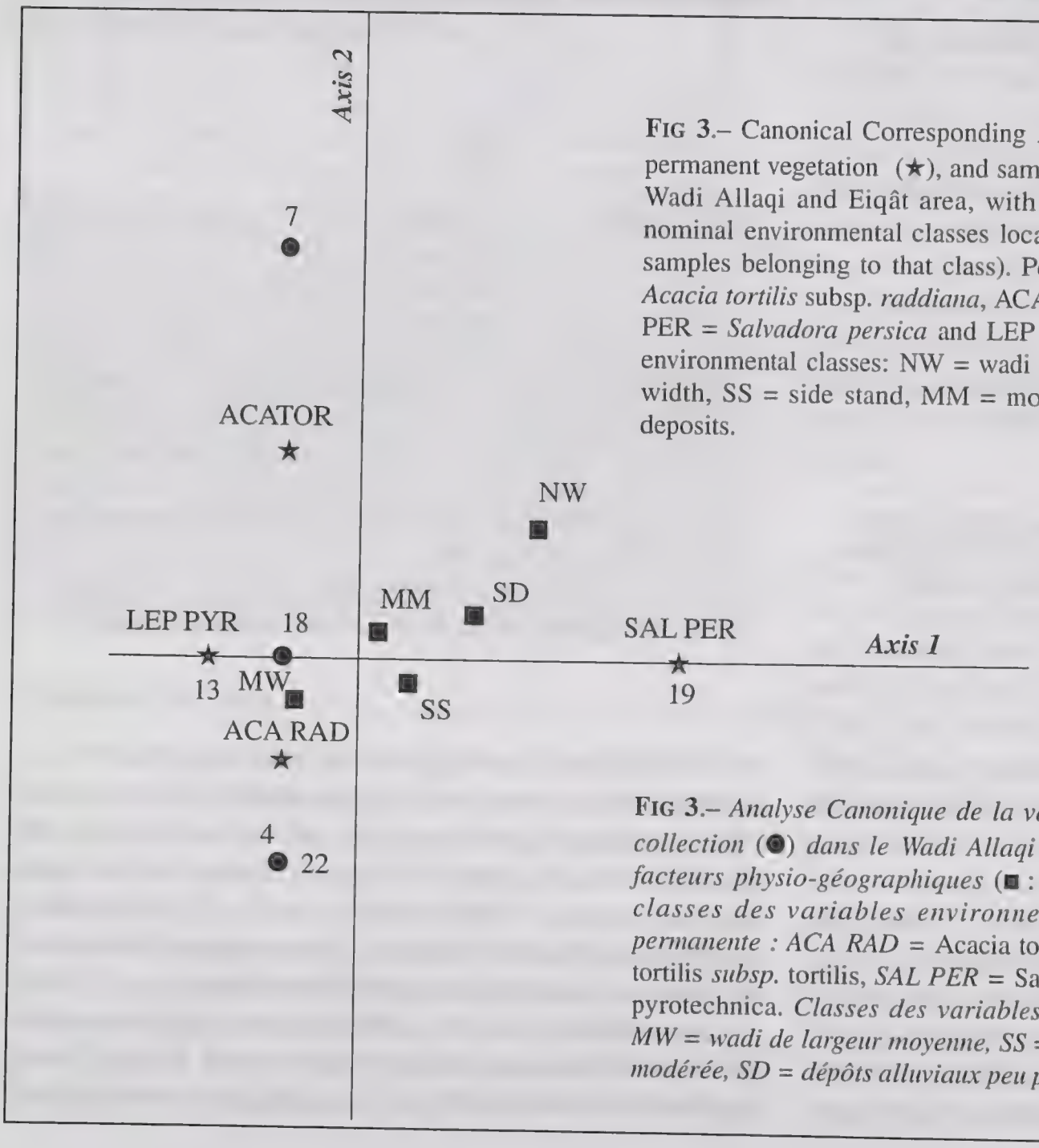


FIG 3.– Canonical Corresponding Analysis (CCA) ordination diagram of the permanent vegetation (★), and sampling sites (● : for codes see FIG. 1) in The Wadi Allaqi and Eiqât area, with respect to physiogeographic factors (■ : nominal environmental classes located in the diagram at the centroids of the samples belonging to that class). Permanent vegetation species: ACA RAD = *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, ACA TOR = *Acacia tortilis* subsp. *tortilis*, SAL PER = *Salvadora persica* and LEP PYR = *Leptadenia pyrotechnica*. Nominal environmental classes: NW = wadi of narrow width, MW = wadi of moderate width, SS = side stand, MM = mountain of moderate height, SD = shallow deposits.

FIG 3.– *Analyse Canonique de la végétation permanente* (★), *et des sites de collection* (●) *dans le Wadi Allaqi et le secteur de l'Eiqât, en fonction des facteurs physio-géographiques* (■ : *emplacement des centres de gravité des classes des variables environnementales*). *Espèces de la végétation permanente : ACA RAD* = Acacia tortilis *subsp.* raddiana, *ACA TOR* = Acacia tortilis *subsp.* tortilis, *SAL PER* = Salvadora persica *et LEP PYR* = Leptadenia pyrotechnica. *Classes des variables environnementales : NW = wadi étroit, MW = wadi de largeur moyenne, SS = bergés du wadi, MM = relief d'élévation modérée, SD = dépôts alluviaux peu profonds.*

Source : MNHN

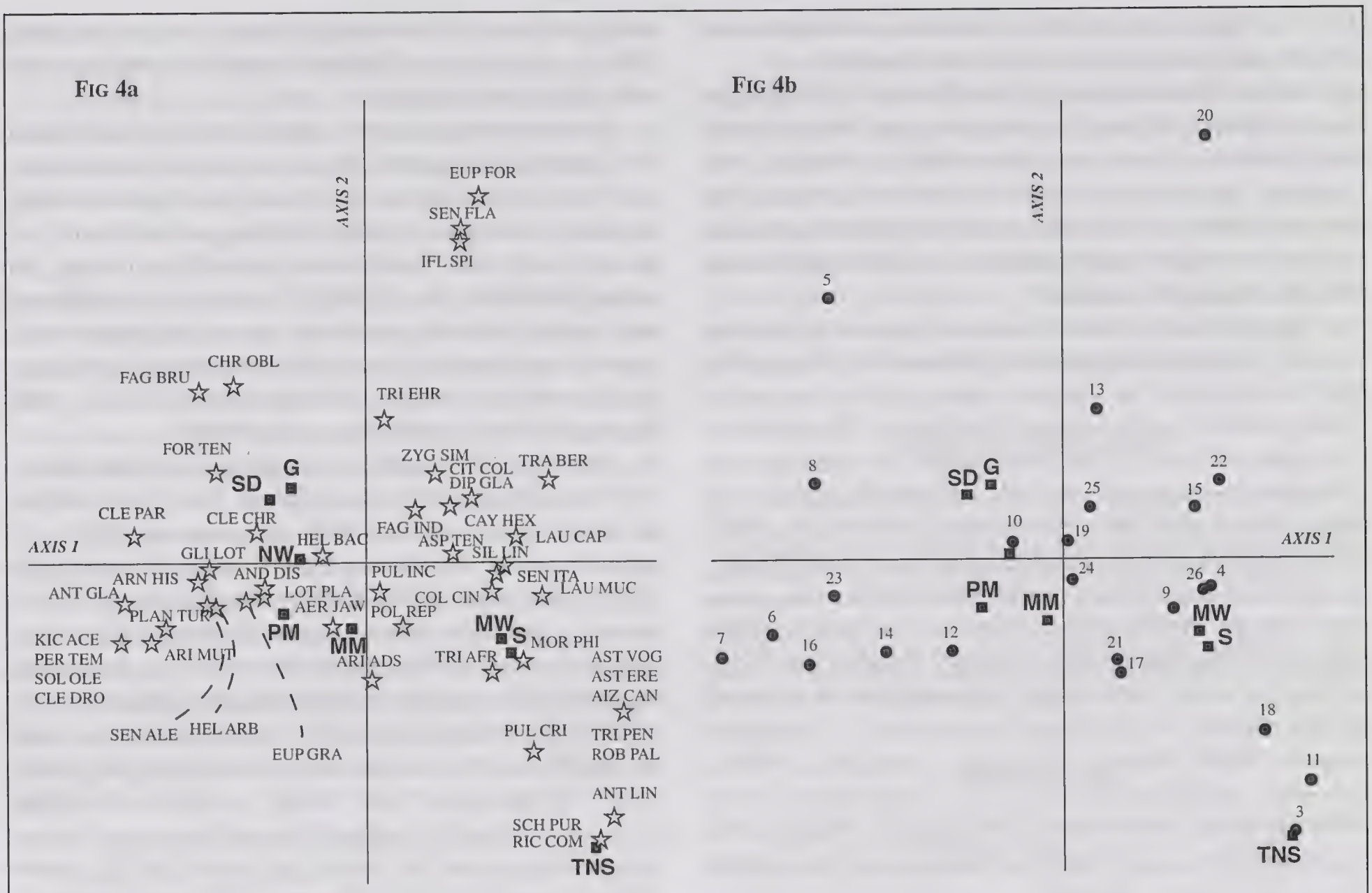


Fig 4.– Canonical Corresponding Analysis (CCA) ordination biplots of (a) accidental vegetation (☆), and (b) site samples (● : for codes see Fig.–1) in the Wadi Allaqi and Eiqât area, in relation to physiogeographic factors (■ : nominal environmental classes, located in the diagram at the centroids of the samples belonging to that class).

Accidental vegetation species: AER JAV = *Aerva javanica*, AIZ CAN = *Aizoon canariense*, AND DIS = *Andropogon distachyos*, ANT GLA = *Anticharis glandulosa*, ANT LIN = *Anticharis linearis*, ARI MUT = *Aristida mutabilis*, ARN HIS = *Arnebia hispidissima*, ASP TEN = *Asphodelus tenuifolius*, AST VOG = *Astragalus vogelii*, AST ERE = *Astragalus eremophilus*, CAY HEX = *Caylusea hexagyna*, CHR OBL = *Chrozophora tinctoria*, CIT COL = *Citrullus colocynthis*, CLE CHR = *Cleome chrysantha*, CLE DRO = *Cleome droserifolia*, CLE PAR = *Cleome paradoxa*, COT CIN = *Cotula cinerea*, DIP GLA = *Diptergium glaucum*, ERA CIL = *Eragrostis ciliaris*, EUP FOR = *Euphorbia forsskaolii*, EUP GRA = *Euphorbia granulata*, FAG BRU = *Fagonia bruguieri*, FAG IND = *Fa gonia indica*, FOR TEN = *Forsskaolea tenacissima*, HAP TUB = *Haplophyllum tuberculatum*, HEL ARB = *Heliotropium arbainense*, HEL BAC = *Heliotropium bacciferum*, IFL SPI = *Ifloga spicata*, KIC ACE = *Kickxia acerbiana*, LAU CAP = *Launaea capitata*, LAU MUC = *Launaea mucronata*, LOT GLI = *Lotus glinoides*, LOT PLA = *Lotononis platycarpa*, MOR PHI = *Morettia philaeana*, PAN TUR = *Panicum turgidum*, PER TOM = *Pergularia tomentosa*, POL REP = *Polycarpaea repens*, POS PLI = *Cullen plicatum*, PUL CRI = *Pulicaria crispa*, PUL INC = *Pulicaria incisa*, RIC COM = *Ricinus communis*, ROB DEL = *Polycarpaea robbairea*, SAL IMB = *Salsola imbricata*, SCH PUR = *Schouwia purpurea*, SEN ACU = *Senna alexandrina*, SEN ITA = *Senna italica*, SEN FLA = *Senecio flavus*, SIL LIN = *Silene linearis*, SOL OLE = *Solenostemma arghel*, TRA BER = *Tragus berteronianus*, TRI AFR = *Trichodesma africanum*, TRI EHR = *Trichodesma ehrenbergii*, TRI PEN = *Tribulus pentandrus*, ZYG SIM = *Zygophyllum simplex*.
Nominal environmental classes: NW = wadi of narrow width, MW = wadi of moderate width, MM = mountain of moderate height, PM = middle of the wadi, SD = shallow deposits, S = sandy texture surface, G = gravelly surface, TNS = thin silt.

Analyse Canonique : Végétation accidentelle (☆, a) *et sites d'échantillonnage* (●, b) *dans le Wadi Allaqi et le secteur de l'Eiqât, en fonction des facteurs physio-géographiques* (■ : emplacement des centres de gravité des classes des variables environnementales). Classes des variables environnementales : NW = wadi étroit, NW = wadi de largeur moyenne, NM = relief d'élévation modérée, PM = centre du wadi, SD = dépôts alluviaux peu profonds, S = texture sableuse de surface, Cr = surface de graviers, TNS = limon de faible épaisseur.

Source : MNHN

FIG. 4a displays species and environmental variables and FIG. 4b displays sites and environmental variables.

In the CCA ordination biplots (FIG. 4a - b) the following environmental factor classes have been omitted: rock, side position of stand, mountains of high elevation, deep deposits and broad wadi, because of collinearity (TER BRAAK, 1987). However, the program omitted the variable classes mountains of low elevation and thick silt because they had negligible variance.

The species *Anticharis linearis, Schouwia purpurea* (Forssk.) Schweinf. and *Ricinus communis* L., displayed on the bottom-right of the diagram, occur mainly in sites with a thin layer of silt on the surface of the deposit. The species on the upper-left grow in narrower part of the wadi (or in its tributaries) with shallow deposits and gravelly surface (e.g. *Fagonia bruguieri* DC., *Chrozophora tinctoria* (L.) Raf., *Forsskaolea tenacissima*, *Heliotropium bacciferum* Forssk.

Species (e.g. *Cleome droserifolia*, *Euphorbia granulata* Forssk., *Heliotropium arbainense*, *Panicum turgidum* Forssk.) on the bottom-left are mainly found in the middle of narrow wadis, surrounded by mountains of moderate height. Species such as *Aizoon canariense* L., *Astragalus vogelii* (Webb) Bornm., *Astragalus eremophilus* Boiss., *Morettia philaeana* (Delile) DC., *Polycarpaea repens* (Forssk.) Asch. & Schweinf., *Trichodesma africanum* (L.) R. Br. mainly occur when the wadi becomes moderately wide, with a sandy substrate.

From the relative positions of species' and sites' points in the CCA ordination diagram (FIG. 4a-b), it may be concluded that most of the sites are similar in terms of their species composition.

DISCUSSION

A total of 110 species belonging to 35 families were recorded in the Eiqât area. This figure exceeds the 37 species recorded by KASSAS and GIRGIS (1969) in the area of Wadi Allaqi, and is closer to the total of 103 angiosperm species given by Sheded (1987) for the southern part of the Eastern Desert (Nubian Desert). In total, 437 species were recorded by Hassan (1987) for the Eastern Desert of Egypt (excluding the Nubian Desert). Considering that the vegetation occupies a very limited area (narrow wadi channels) and that many plants occur sporadically, the study area is floristically rich, with possibly the highest plant biodiversity within the Eastern Desert.

Chorological analysis reveals that Saharo-Sindian + Sudano-Zambezian biregion taxa dominate the study area. Sudano-Zambezian taxa decrease in the Nubian Desert (SHEDED, 1987) and northward in the Eastern Desert (HASSAN, 1987) where Saharo-Sindian elements dominate. Further north, Mediterranean elements are apparently well represented (HADIDI, 1993). This gradient corresponds to the pattern of precipitation which gradually changes from predominantly winter rains in the North (Mediterranean type of climate) to predominantly summer rains in the South (Sudan).

In vegetation studies the spatial variation in arid lands, it is important to separate phanerophytes from annuals and short-lived perennials because 1) the occurrence of woody species reflect past establishment events and conditions possibly different from those currently effecting the herbage (FRIEDEL, *et al.* 1993); 2) the deeply rooted trees and shrubs form the permanent desert vegetation which depends on ground water, while herbaceous 'accidental' plant growth is precipitation dependent (KASSAS, 1966; KASSAS & GIRGIS, 1969; BORNKAMM 1987).

Prevailing life-forms of the plants recorded (annual 56% and perennial 44%) are different from those obtained by SHEDED (1987), annual 43% and perennial 57%, in the southern part of the Eastern Desert and by HASSIB (1951) in the inland desert (annuals 47%). Our figures are close to those of the Mediterranean region (HASSIB, 1951), where annuals prevail (59%). Such differences in the annual: perennial ratio may be attributed to the influence of the chain of mountains, which receive orographic rain from the maritime effect of the Red Sea (KASSAS & GIRGIS, 1969),. on the upper Wadi Allaqi system. In the Allaqi area, most perennial herbaceous species acquire annual growth-form under the prevailing conditions of extreme drought stress typical of the area. This phenomenon is common in Egyptian deserts (HAINES, 1951; KASSAS & IMAM, 1959 and BORNKAMM, 1987).

In a "run-off desert", wadi topography is one of the major factors controlling sedimentation and water redistribution within the local landscape (ZOHARY, 1962). Therefore, topographic variation usually translates into high habitat heterogeneity and corresponding vegetation diversity (KASSAS & EL-ABYAD, 1962; BATANOUNY, 1973). During rainfall, water run-off from the surrounding high altitude mountains moves rapidly through the narrow, deep wadis with low infiltration rates. Water flow speed slows down with increasing wadi width, where run-off water can infiltrate and be stored in wadi deposits. The present study reveals that topography of the wadi has a great effect on the distribution of phanerophytes, as is clearly illustrated by the CCA diagram (FIG. 3). Narrow wadis with shallow deposits are the most favourable habitats for the deeply rooted trees and shrubs. Although more water can be stored in deeper deposits, water can quickly percolate through the deposits beyond the root zone, and hence be unavailable for the plants. On the other hand, in wadis covered by shallow coarse deposits, rock cracks allow and facilitate passage for both water and roots, and thus seemingly shallow soils may behave ecologically as deep soils (NOY-MEIR, 1973). This is characteristic of the southern part of the Eastern Desert, where the richest growth of phanerophytes is found in the narrow tributaries

Source : MNHN

upstream of the wadis (SHADED, 1992, SPRINGUEL *et al.* 1991) and particularly in the Wadi Allaqi basin.

KASSAS & GIRGIS (1969) recognised the following community types: *Acacia tortilis, Acacia raddiana, Leptadenia pyrotehnica, Salvadora persica, Balanites aegyptiaca* (L.) Delile and *Salsola baryosma* (= *S. imbricata* Forssk.).

Accidental vegetation forms a temporary adjunct to the above mentioned communities. The present study revealed that the texture of soil deposits is the most important variable affecting the distribution of precipitation dependent plants with episodic growth strategies, via its strong control over the amount, availability, and continuity of the water supply (KASSAS, 1966). In this context, Shreve (1951) stated that the physical texture of the soil, its depth, and the nature of its surface are equally important.

In the present study, surface deposits are one of the important factors controlling the distribution of herbaceous species as also reported by FRIEDEL *et al.* (1993). Fine surface layers (mainly silt and clay) overlay coarser deposits as a result of sediment redistribution by the action of run-off water. Surface layer thickness varies from < 1 cm to > 10 cm. It may remain over a year or may disappear through wind erosion within few weeks. This layer acts as:

a) a protective cover preventing the evaporation of water from subsurface deposits (SPRINGUEL, *et al.*, 1990);

b) a safe site for a seed bank, by trapping the seeds and providing the favourable conditions for seed germination.

In contrast, rocky surfaces usually support a growth of short-lived lithophytes that utilize the water stored in crevices between rocks. Numerous plant debris and seeds blown by the wind or carried by the water are deposited between the rocks, forming 'hot spots' of abundance and diversity.

The survey indicates that plant life downstream of the wadi (site 1-3) is poor (48 species) compared to the richness (90 species) of the mountainous area at Gebel Eiqât (site 4-26; FIG. 1). From this findings it seems that species composition variation is mainly determined by landforms.

The community structures obtained in the TWINSPAN classification are identified in the CCA ordination biplots (FIG. 4a-b). Six assemblages of short-lived plant species were recognized. Plant groups are clearly separated by topographic conditions. However, groups IV-VI have similar macrohabitat, and variation in their species composition could be due to other unmeasured environmental variables.

Plants that are restricted to extremes of environmental gradients (e.g. *Euphorbia forsskaolii* J. Gay, *Ifloga spicata* (Forssk.) Sch. Bip. and *Senecio flavus* (Decne.) Sch. Bip.) may not necessarily prefer these extreme conditions, but may only survive there because of greater ecological tolerance (MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG, 1974).

From this study, it is concluded that narrow stretches of the wadi (or of its tributaries), and the middle part of the wadi bed with shallow deposits of sandy or gravelly texture, are the preferred habitats of the annuals and short-lived perennials recorded in the study area. The study also suggests that terraces of narrow to moderate parts of the wadi (or of its tributaries) with shallow deposits are the preferred permanent vegetation sites. This study has shown that the distribution of vegetation in the studied area is largely dictated by environmental physiogeographic gradients.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank Prof. M. Kassas, Department of Botany, Faculty of Science, Cairo University and Prof. S.I. Ghabbour, Department of Natural Resources, Institute of African Researches and Studies, Cairo University, for comments on this manuscript. We also thank the Allaqi Project, Faculty of Science at Aswan, South Valley University, for providing facilities. Thanks are also due to UNESCO for funding this study's field trips. The constructive suggestion of anonymous referees and the editorial comments have also helped improve the manuscript.

REFERENCES

BATANOUNY, K.H., 1973.– Habitat features and vegetation of deserts and semi-deserts of Egypt. *Vegetatio*, 27: 181-199.

BATANOUNY, K.H., 1979.– The desert vegetation in Egypt. *Cairo Univ. Afr. Stud. Rev., Sp. Publ.*, 1: 9-37.

BORNKAMM, R., 1987.– Growth of accidental vegetation on desert soils in SW Egypt. *CATENA*, 14: 267-274.

BOULOS, L., 1995.– *Flora of Egypt Checklist*. Al Hadara Publ., Cairo, Egypt: 283 p.

COPE, T.A. & HOSNI, H.A., 1991.– *A Key to Egyptian Grasses*. Royal Botanic Gardens, Kew, London: 75p.

FRIEDEL, M. H., PICKUP, G. & NELSON, D.J., 1993.– The interpretation of vegetation change in a spatially and temporally diverse arid Australian landscape. *J. Arid Environ.*, 24: 241-260.

HADIDI, M.N., 1993.– Natural Vegetation. *In*: CRAIG, G.M. (Ed), *The Agriculuture of Egypt*, Oxford University Press. Oxford: 39-62 p.

HAINES, R.W., 1951.– Potential annuals of the Egyptian desert. *Bull. De L'Institut Fouad I Du Desert*, 1: 103-118.

HASSAN, L. M., 1987.– *Studies on the Flora of the Eastern Desert, Egypt*. Ph.D. thesis. Fac. Sc. Cairo University: 515 p.

HASSIB, M., 1951.– Distribution of plant communities in Egypt. Bull. Fac. Sc. Fouad I University, 29: 59-261.

HILL, M.O., 1979.– *TWINSPAN - a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes.* Cornell University, Ithaca, N.Y.: 1-48 .

KASSAS, M., 1966.– Plant Life in Desert. *In*: HILLS, E.S. (ed), *Arid Lands: A Geographical Appraisal*, UNESCO, Paris: 145-180 P.

KASSAS, M. & EL-ABYAD, M.S., 1962.– On the phytosociology of the desert vegetation of Egypt. *Annals of Arid Zone*, 1: 54-83.

KASSAS, M. & GIRGIS, W.A., 1969.– Plant life in the Nubian desert east of the Nile. *Bull. Inst. Egypte*, 31: 47-71.

KASSAS, M. & IMAM, M., 1959.– Habitat and plant communities in the Egyptian desert. IV. The gravel desert. *J. Ecol.*, 47: 289-310.

MONOD, T., 1954.– Mode Contracté et diffus de la végétation saharienne. *In*: CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. (ed), *Biology of Desert*. Inst. Biol. London: 35-44 p.

MONTGOMERY, D.C. & PECK, E.A., 1982.– *Introduction to Linear Regression Analysis*. John Wiley & Sons, New York: 504 p.

MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H., 1974.– *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons, New York: 547 p.

Source : MNHN

NOY-MEIR, I., 1973.– Desert Ecosystem: environment and producers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 25-41.
SAFRIEL, U.N., AYAL, Y., KOTLER, B.P., LUBIN, Y., OLSVIG-WHTTAKER, L. & PINSHOW, B., 1989.– What's special about desert ecology? Introduction. *J. Arid Environ.*, 17: 125-130.
SHEDED, M.G., 1987.– *Studies on the Vegetation of Eastern Desert.* M. Sc. thesis. Fac. Sc. (Aswan), Assiut University: 199 p.
SHEDED, M.G., 1992.– *Environment and Vegetation in the South Eastern Desert, Egypt.* Ph. D. Thesis, Fac. Sc. (Aswan), Assiut University: 180 p.
SHREVE, F., 1951.– The vegetation of the Sonoran Desert. *Carnegie Inst. Wash.* Publ. No. 591
SPRINGUEL, I. & MEKKI, A.M., 1994.– Economic value of desert plants: *Acacia* trees in the Wadi Allaqi biosphere reserve. *Environ. Conserv.*, 21: 41-48 pp.
SPRINGUEL, I., EL-HADIDI, M.N., & SHEDED, M., 1991.– Plant communities in the southern part of the Eastern Desert (Arabian Desert) of Egypt. *J. Arid Environ.*, 21: 307-317.
SPRINGUEL, I., SHEDED, M. & ABED, W., 1990.– Plant growth in relation to a rain incident in Wadi Agag, South Egypt. *Vegetatio*, 90: 159-165.
TÄCKHOLM, V., 1974.– *Students' Flora of Egypt.* Ed. II. Beirut: Cairo University Press, Cairo: 888 p.
TER BRAAK, C.J.F., 1987.– *CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (Version 3.12-1991).* Agriculture Mathematics Group, Wageningen: 95 p.
WALTER, H., 1963.– The Water Supply of Desert Plants. *In*: RUTTER, A.J. & WHITEHEAD, F.H. (eds), *The Water Relationship of plants*, Brit. Ecol. Soc., London: 199-205 p.
WHITE, F., 1976.– The vegetation map of Africa. The history of a completed project. *Boissiera*, 24: 659-666.
WICKENS, G.E., 1976.– The flora of Jebel Marra (Sudan Republic) and its geographical affinities. *Kew. Bull. Add. Ser.* 5: 386 p.
ZOHARY, M., 1962.– *Plant Life of Palestine, Israel and Jordan.* Ronald Press, New York: 262 p.

VERSION FANÇAISE ABRÉGÉE

Au cours de la dernière décennie, dans un but de conservation de la biodiversité du désert, l'Égypte a mis en réserve un certain nombre de sites. Le Wadi Allaqi, le plus vaste bassin hydrographique du Désert de l'Est, est l'un de ces sites protégés. Dans cette partie du désert, les précipitations interviennent à intervalles discrets de 1-15 jours et plusieurs années peuvent se succéder sans chute de pluie. La végétation appartient typiquement au mode contracté, demeurant confinée aux zones d'écoulement des eaux de pluie le long des wadis (cours d'eau temporaires).

Cette étude a voulu aborder deux thèmes principaux : a) la biodiversité, en particulier la composition floristique et l'analyse chorologique de la flore de l'Eiqât, dans le bassin versant supérieur de la Réserve Biosphère du Wadi Allaqi ; et b) la répartition des espèces, en particulier les assemblages d'espèces à stratégie de croissance épisodique (végétation accidentelle) et leur répartition dans l'espace en fonction des facteurs environnementaux déterminant la disponibilité en eau dans le wadi.

La composition floristique du secteur de l'Eiqât a été étudiée au cours de plusieurs visites (de 1990 à 1995), et les relevés phytosociologiques ont été entrepris en février 1993 après les pluies d'octobre 1992. Les pourcentages de fréquences pour 60 espèces ont été obtenus sur 26 sites d'échantillonnage. L'hypothèse de travail est que l'influence profonde du sol sur la végétation du milieu désertique est due à ses effets sur la quantité, la disponibilité et la continuité des ressources en eau. Pour chaque site d'échantillonnage, les classes suivantes des variables environnementales ont été relevées : a) aspects topographiques du wadi ou de ses affluents : largeur (large, moyen, étroit), hauteur du relief environnement (haut, modéré, bas) et position du site dans le lit du wadi (berges ou centre); b) aspects édaphiques : texture de la couche de surface du sol (limon mince, limon épais, sable, graviers, rochers) et épaisseur des dépôts (épais ou minces). Une classification multivariée des données de végétation a été effectuée avec le programme TWINSPAN, ainsi qu'une analyse multivariée des gradients par analyse canonique, à l'aide du programme CANOCO.

Cent dix espèces appartenant à 86 genres et à 35 familles (44 % de plantes pérennes et 56 % d'annuelles) ont été relevées jusqu'à présent sur le secteur de l'Eiqât. La zone d'étude est dominée par des espèces d'une double origine Soudano-Zambézienne et Saharo-Sindienne (61 %). La flore comprend des éléments caractéristiques des régions phytogéographiques égyptiennes du Sinaï, de la Mer Rouge et du Gebel Elba. Les Légumineuses dominent la liste floristique, suivies des Composées et des Graminées. Parmi les espèces relevées, *Cleone paradoxa, Sesamum alatum, Gisekia pharnaceoides, Anticharis linearis* et *Anticharis arabisa* sont très rares en Égypte. Étant donné que la végétation n'occupe que des surfaces très limitées (les couloirs des wadis) et que beaucoup d'espèces ne sont présentes que de façon sporadique, la zone d'étude abrite une flore riche qui représente peut-être la biodiversité la plus élevée de tout le Désert de l'Est.

L'analyse par TWINSPAN a mis en évidence six groupes terminaux écologiquement définis. Le groupe I correspond au centre du lit principal aval du wadi, avec *Salsola imbricata* comme espèce indicatrice. Les échantillons du groupe 11 proviennent du centre du lit principal amont (secteur de l'Eiqât), avec les espèces indicatrices *Caylusea hexagyna* et *Lotononis platycarpa.* Le groupe III est caractéristique des terrasses de graviers du lit principal et est dominé par *Fagonia indica.* Les groupes IV, V et VI comprennent des échantillons provenant de plusieurs petits affluents.

Les espèces ont été réparties en deux ensembles : d'une part la végétation permanente composée de phanérophytes, et d'autre part la végétation accidentelle composée d'annuelles et de pérennes à durée courte.

Cette étude met en évidence l'importance de l'effet de la topographie du wadi sur la répartition des phanérophytes. D'après les corrélations intergroupe (analyse canonique), les wadis étroits recouverts par des dépôts de faible épaisseur seraient les déterminants principaux de la répartition des phanérophytes, lesquels forment l'ossature permanente de la couverture végétale dans la zone d'étude. *Leptadenia pyrotechnica* et *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* sont les plus fréquents dans les zones où le wadi est de largeur modérée, alors qu'*Acacia tortilis* subsp. *tortilis* et *Salvadora persica* sont communs là où le wadi est le plus étroit. Bien que l'eau puisse être stockée en plus grandes quantités lorsque les dépôts sont profonds, une percolation rapide jusqu'aux niveaux inférieurs peut l'amener au-delà de la zone racinaire et la rendre indisponible pour les plantes. À l'inverse, dans les wadis recouverts de dépôts grossiers sur une faible épaisseur, les fissures dans la roche facilitent le passage de l'eau comme celui des racines. Il s'ensuit que ces sols paraissant superficiels se comportent écologiquement comme des sols profonds.

La végétation accidentelle s'ajoute de façon temporaire aux communautés phanérophytes permanentes. Cette étude montre que la texture du sol est la variable qui affecte le plus sa répartition, à travers son influence sur la quantité, la disponibilité et la continuité de l'apport en eau. D'après l'analyse canonique, *Anticharis linearis, Schouwia purpurea* et *Ricinus communis* se trouvent surtout sur les sites où les dépôts alluviaux sont recouverts d'une mince couche de limon. *Fagonia bruguieri, Chrozophora tinctori, Forsskaolea tenacissima* et *Heliotropium bacciferum* occupent les parties les plus étroites des wadis où les dépôts sont peu profonds et composés de graviers en surface. *Cleome droserifolia, Euphorbia granulata, Heliotropium arbaicense* et *Panicum turgidum* se trouvent dans la partie centrale du lit là où le wadi est plus étroit et où le relief environnant est modérément élevé. Enfin, *Aizoon canariense, Astragalus vogelli, Morettia philaeana, Polycarpaea repens* et *Trichodesma africanum* sont principalement sur substrat sableux, sur les secteurs où le wadi est de largeur moyenne. La richesse spécifique est moindre en aval (48 espèces) qu'en amont, dans le secteur montagneux du Gebel Eiqât (90 espèces). D'après les résultats, il semble que la composition spécifique varie principalement en fonction du relief.

Pour conclure, il aressort de cette étude que les plantes annuelles et pérennes à durée courte rencontrées sur la zone d'étude se trouvent préférentiellement dans les parties étroites des wadis, ainsi que dans les parties moyennement larges où les dépôts sont peu profonds et composés de sable ou de graviers. Les terrasses des secteurs où le wadi, étroit ou moyennement large, est recouvert de dépôts alluviaux peu profonds, sont les habitats préférentiels de la végétation permanente. Ainsi, la répartition de la végétation dans le Wadi Allaqi est en grande partie déterminée par des gradients physio-géographiques du milieu.

Source : MNHN

Ecologie, t. 28 (2) 1997 : 129-148

MODIFICATIONS DE QUELQUES PARAMÈTRES PHYSICO-CHIMIQUES MESURÉS DANS L'ADOUR AU COURS D'UN CYCLE HYDROLOGIQUE ANNUEL*

René-Claude BRUNET**

CNRS, Centre d'Écologie des Systèmes Fluviaux, 29 rue J Marvig, 31055 Toulouse CEDEX, France.
***Adresse actuelle : IUFM d'Aquitaine, site des Landes 335 rue Saint-Pierre, 40000 Mont-de-Marsan, France.*

SUMMARY
(original scientific paper)

MODIFICATIONS OF PHYSICO-CHEMICAL PARAMETERS MEASURED IN THE RIVER ADOUR DURING AN ANNUAL HYDROLOGICAL CYCLE.
Concentrations of dissolved minerals and suspended particles are subject to seasonal variations and are also related to flow rates. Generally, nitrate concentrations increase with increasing flow and do so almost simultaneously at sites at either end of the zone studied. The mobilization of this nitrogen is more rapid during the spring flood event than that during the autumn flood event.
Concentrations of ammonia tend to decline during the flood events with levels generally higher in spring.
Concentrations of dissolved phosphate are generally very low, increasing during the flood events and reaching maximum values during the November flood event. The desorption of phosphate appears to be related to a number of factors (flow rates, rising deep fossil waters having a redox potential of - 300 mV and fine sediments on the river bed providing an anaerobic environment).
Concentrations of suspended matter vary as a function of flow rates and season. In autumn and winter values are generally low reaching maximum values during spring and summer. During monogenic flood events peaks in sediment concentration precede the hydrogram peaks. However, during polygenic flood events peaks in sediment concentration precede, then follow peaks in the hydrogram. When flows reach ca 350 - 400 m^3 /s a dramatic decline in concentrations of suspended matter is observed owing to the trapping of sediment in the riparian vegetation strips.
Electrical conductivity of the water and its redox potential show the greatest variations during flood events. During periods of increased flow a stabilisation or decline in conductivity is observed depending on the nature of the flood event together with an increase in redox potential.

KEY WORDS : Nitrate - Phosphate - Suspended matter - Conductivity - Redox - Dissolved minerals - Adour - Floodplains.

RÉSUMÉ
(travail original)

Au cours de cette étude, réalisée dans le bas Adour sur un tronçon du fleuve (rang 7) long de 25 km, nous avons voulu connaître tout au long d'une année hydrologique regroupant deux crues les modifications de quelques facteurs physico-chimiques de la qualité des eaux.
Les éléments dissous et particulaires présents dans l'eau sont sous l'influence des saisons mais également des débits. Généralement les concentrations en azote nitrique augmentent avec les débits et ce, presque simultanément en deux points du réseau hydrographique distants de 25 kilomètres. La mobilisation de cet azote est plus rapide lors de la crue de printemps que lors de celle d'automne.
Les concentrations en azote ammoniacal ont tendance à diminuer lors des phases de crues. Ce phénomène est plus visible lors de la crue d'été que lors de celle d'automne. Les taux sont généralement plus importants durant cette même période qu'en hiver.
Les concentrations en phosphore dissous sont généralement faibles. Elles augmentent au moment des crues. Les taux sont plus importants lors de la crue d'hiver que lors de celle de printemps. La désorption est certainement sous la dépendance de nombreux facteurs (vitesse d'écoulement des eaux, remontées d'eau profondes du trias présentant un potentiel d'oxydoréduction de -300 mV, sédiments fins déposés dans le fond du lit mineur provoquant la formation de milieux anaérobies).
Les concentrations en MES varient en fonction des saisons et des débits d'eau. En automne hiver les concentrations sont faibles, ces taux augmentent pour atteindre des maxima vers le printemps été. Lors des phases d'une crue monogénique, les pics de concentration précédent les hydrogrammes de crues. Lors d'une crue polygénique, les pics de concentration précédent puis suivent les pics de l'hydrogramme. Lorsque les débits avoisinent 350-400 m^3/s on a pu enregistrer un effondrement des concentrations en MES qui pourrait correspondre à un piégeage de ces matières par les ripisylves inondées.
La conductivité électrique des eaux, le potentiel d'oxydoréduction varient surtout au moment des phases de crues. Ainsi, lors de l'augmentation des débits, on enregistre une diminution ou une stagnation de la conductivité en fonction du type de crue alors que le potentiel d'oxydoréduction augmente.

MOTS CLÉS : Azote - Phosphore - Matière en suspension - Conductivité - Redox - Mineral - Adour.

---

* Manuscrit reçu le 28 mai 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 9 avril 1997.

Source : MNHN

INTRODUCTION

Depuis de nombreuses années, l'action anthropique est devenue de plus en plus sensible au niveau des fleuves et des rivières. L'accentuation des interventions humaines dans ces corridors fluviaux a engendré un certain nombre de perturbations du fonctionnement naturel de ces milieux, en particulier une dégradation de la qualité des eaux. Les vallées alluviales constituent le réceptacle des produits azotés et phosphatés issus en grande partie d'une agriculture intensive. Rivières et fleuves participent à l'érosion et au lessivage des sols sur l'ensemble des bassins versants. L'Adour, fleuve du Sud-Ouest de la France, (ordre 7 selon la classification de STRAHLER 1957) est également touché par ce phénomène de dégradation de la qualité des eaux puisque depuis 1973, les taux d'azote dissous ont pratiquement triplé pour atteindre des maxima en 1988 (RÉGNACQ, 1991 ; BEGUINET & RÉGNACQ, 1992), phénomène qui se produit également dans d'autres rivières du bassin (OUDIN, 1990).

Nous avons souhaité apprécier la variabilité des concentrations de divers éléments dissous ou particulaires en fonction du temps ou des paramètres physiques de l'eau et établir des relations avec les débits. Cette étude a été menée sur le bas Adour durant une année hydrologique regroupant deux crues importantes.

ZONE D'ÉTUDE

Issu du col du Tourmalet (2115 m) au sud du Pic du Midi de Bigorre, l'Adour dévale les Pyrénées, et rejoint l'océan après un parcours de 335 km. Son bassin versant couvre une superficie de 7840 km^2 au niveau de Dax et de 16755 km^2 au total (FIG 1) dont la majeure partie (hors Pyrénées) repose sur des formations détritiques tertiaires ou quaternaires. La pluviométrie annuelle qu'il reçoit, comprise entre 1100 mm (au N.E.) et 2000 mm (Pyrénées) procure à l'Adour un débit moyen (module) de 35 m^3/s dans le secteur d'Aire et de 95 m^3/s à Dax (station de St-Vincent-de-Paul). En s'éloignant des Pyrénées, le fleuve passe progressivement du régime nivo-pluvial à un régime pluvio-nival qui devient presque exclusivement pluvial sur le bas Adour (PARDÉ, 1955). Dans le secteur qui nous intéresse, les étiages estivaux correspondent à des débits d'une quinzaine de m^3/s alors que les crues décennales peuvent dépasser 700 m^3/s. On enregistre en moyenne une fréquence de deux crues de 450-500 m^3/s par année. La pente longitudinale y est faible, 4,2 m de dénivelé pour 25 km de trajet à méandres (0,17 ‰), que les eaux (hors crues) mettent 10 heures à parcourir. La qualité des eaux de l'Adour s'est améliorée depuis 1980, par suite de travaux d'assainissement réalisés dans le département des Hautes-Pyrénées. Plus en aval, Il faut mentionner un apport important de polluants d'origine organique et phosphorés émanant d'un grand complexe de transformation (Cellulose du Pin) implanté à Tartas. Cet établissement industriel constitue la plus importante source de pollution du bassin Adour-Garonne (600000 équivalents-habitants). Les rejets modifient considérablement la qualité des eaux de l'Adour en les faisant passer de l'indice 2 (passable) à 3 (médiocre).

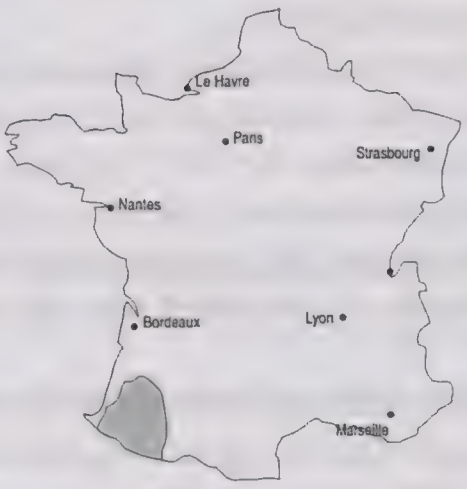
Les plaines contiguës du bas Adour appelées barthes présentent une pente faible, tant en long que transversalement. Entre Pontonx et Dax, elles couvrent environ 1900 ha et sont fréquemment submergées par les crues de l'Adour et de ses affluents. Notons parmi ces derniers, le Louts qui prend sa source aux abords du village de Thèze au Nord de Pau et qui s'étend sur une longueur de 72 km en traversant les coteaux de la Chalosse régulièrement amendés pour des cultures de maïs. Il reçoit les effluents de centres industriels importants de la ville d'Hagetmau qui traitent bois et cuirs. Ces industries ont entraîné depuis de nombreuses années une dégradation de la qualité des eaux de cette rivière, si bien que cette zone (Z 10 suivant le Sdage Adour Garonne) est classée sensible à l'eutrophisation au sens de la directive européenne du 21 mai 1991 (arrêté du 23 novembre 1994). Les débits varient de 0,5 m^3/s aux étiages pour atteindre 15 m^3/s lors des crues. La superficie de son Bassin versant est de 410 km^2.

La submersion des barthes peut se produire de deux façons : par débordement de l'Adour lors des crues importantes dépassant 6,28 NGF à Dax (correspondant à un débit de 450 m^3/s), et par accumulation des eaux pluviales derrière les digues et les bourrelets de berge. Les hauteurs d'eau y sont alors de quelques décimètres à 2 ou 3 mètres, et les durées d'inondation de cinq à quinze jours. Des canaux de drainage assurent la vidange des barthes. Lors de ces crues, les barthes jouent ainsi un rôle hydraulique et hydrologique important du fait du volume d'eau qu'elles peuvent piéger temporairement ; elles provoquent ainsi l'écrêtement du débit de pointe.

La structure géologique et pédologique de ces barthes a une origine quaternaire : lors de la transgression flandrienne, la remontée du niveau de base a limité le dépôt d'alluvions fluviatiles grossières dans le lit majeur de l'Adour, particulièrement large dans la région de Dax. En contrepartie, les formations de granulométrie fine, quelquefois tourbeuses, constituent l'essentiel du substratum de ces zones basses que le fleuve a remaniées maintes fois par ses divagations latérales.

L'occupation du sol prend en compte ces conditions pédologiques, mais aussi le caractère submersible des barthes. Les prairies inondables couvrent de vastes espaces. On y rencontre des forêts adaptées à ces contraintes naturelles : le chêne pédonculé (tauzin, plus rarement) représente l'espèce la plus importante, ce qui confirme les affinités atlantiques de son implantation. La permanence de

Source : MNHN



Le Bassin de l'Adour, à l'extrême sud-ouest de la France, occupe une superficie de 16 773 km^2

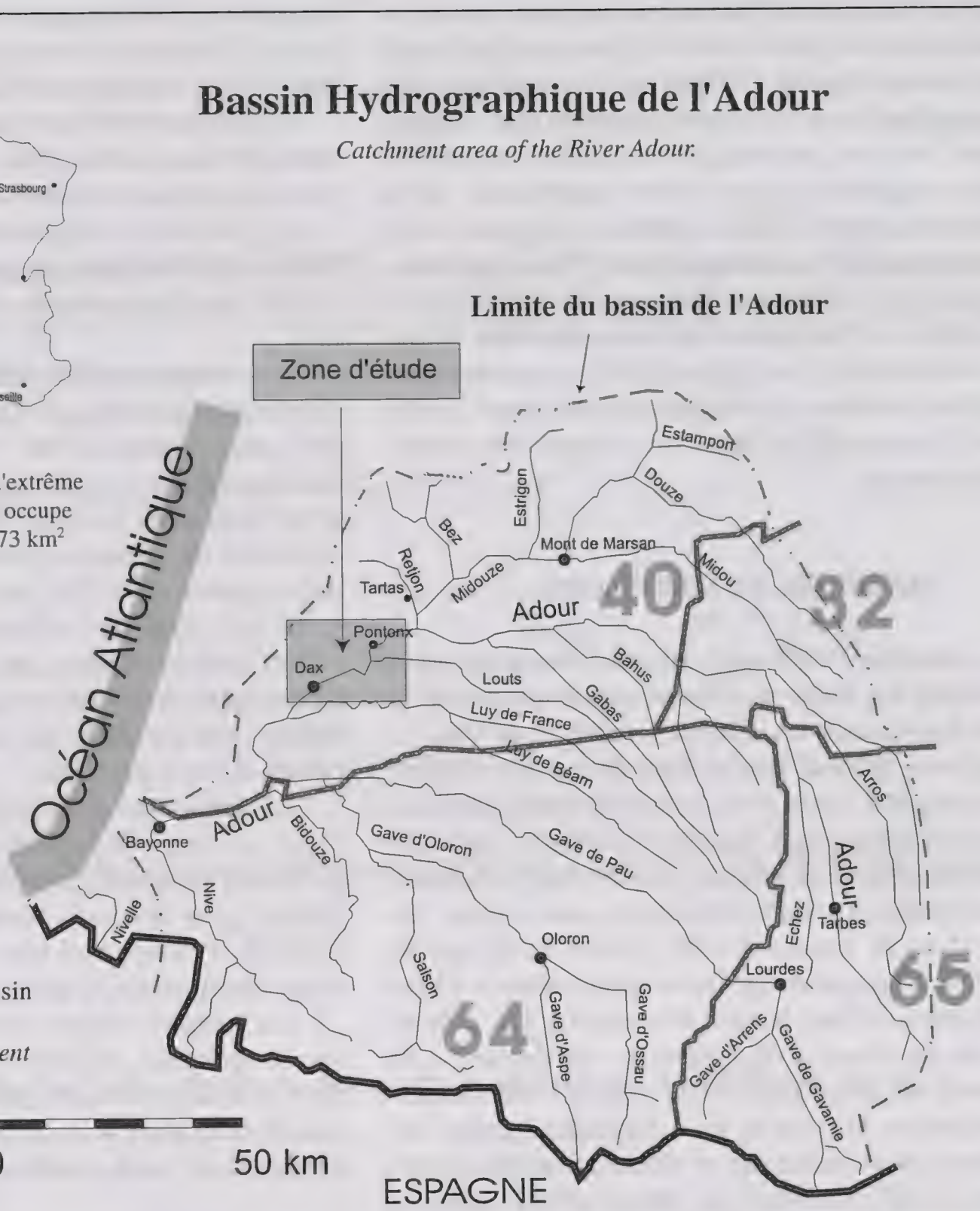
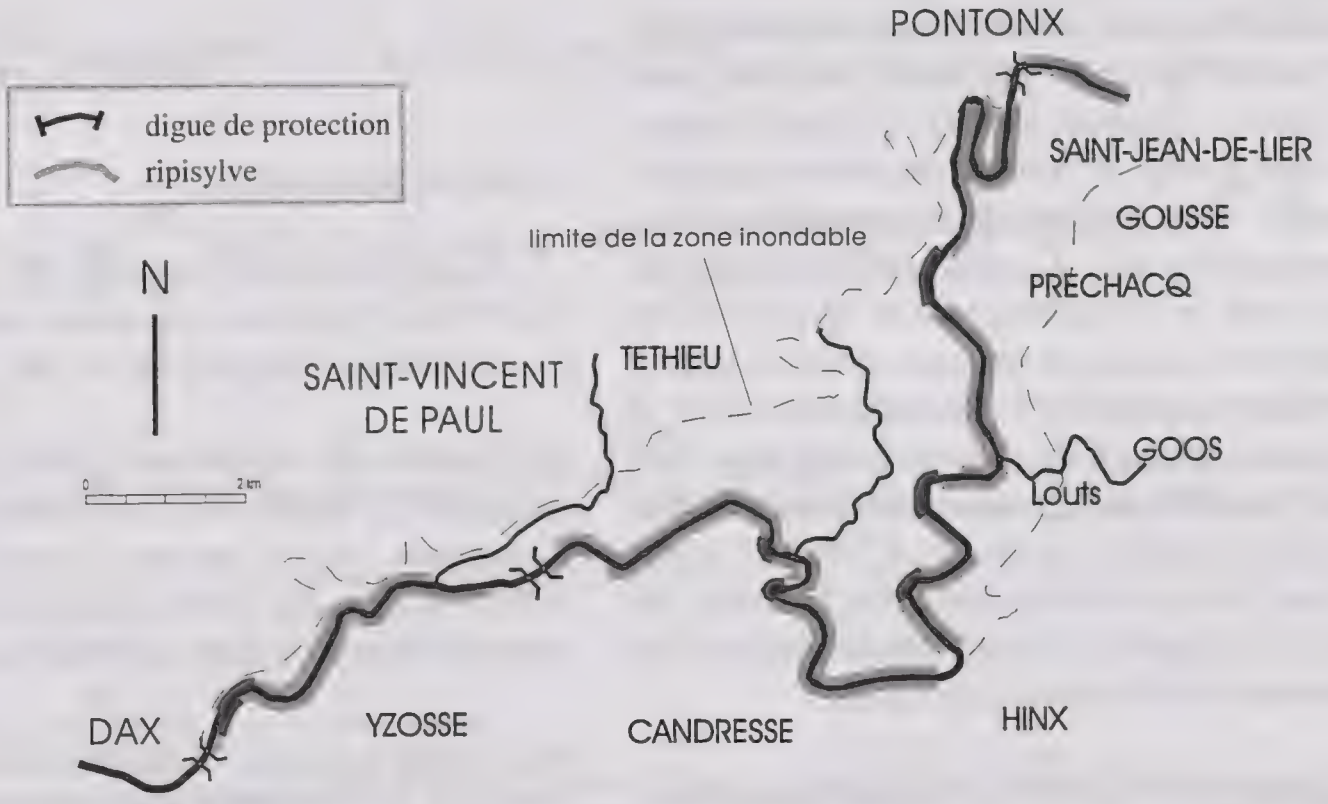


FIG 1.– Localisation : le bassin de l'adour, la zone d'étude.
Location of the Adour catchment area and of the study area.



Source : MNHN

l'humidité est favorable à d'autres essences, principalement aux saules (*Salix alba*, *Salix cinerea*). Dans une étude antérieure, (Brunet et Gazelle 1995) nous avions apprécié les capacités de rétention de cette zone inondable dite "Barthes de l'Adour" vis-à-vis des M.E.S en réalisant des prélèvements de ces matières en deux points (amont-aval) de ce réseau hydrographique et en implantant dans cette zone inondable des pièges à sédiments. Nous avions pu remarquer que lorsque les débits avoisinaient 350-400 m^3/s, on pouvait noter un effondrement des concentrations ce qui pourrait correspondre à un piégeage de ces matières dans les ripisylves inondées, la végétation participant à cette action par réduction de la vitesse du courant d'eau traversant ces formations.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour examiner l'évolution des concentrations, nous avons entrepris une étude amont-aval sur un tronçon du lit mineur du fleuve, entre les villes de Pontonx et de Dax.

Nous avons procédé tout au long de l'année hydrologique, de juin 1991 à juin 1992, à un suivi bimensuel de la qualité physico-chimique des eaux. De plus, certaines crues ont fait l'objet de relevés horaires ou journaliers. Ainsi, nous avons pu comptabiliser deux crues : l'une s'est étalée du 15 au 21 novembre 1991, l'autre du 10 juin au 7 juillet 1992. Elles ont donné lieu respectivement à 135 et 170 prélèvements d'eau, le suivi bimensuel à 296, cela en deux points du réseau hydrographique de l'Adour. Ces prélèvements ont donné lieu à 810, 1020 et 1776 analyses correspondant aux crues et au suivi. Les cotes relevées ont été régulièrement retranscrites en débits et ont été confirmées par la D.D.E de Mont de Marsan. Cinq répliques effectuées transversalement à l'axe fluvial ont permis d'apprécier la variabilité des concentrations dans les différentes lames d'eau du fleuve, et cela à partir de deux ponts enjambant le fleuve à Pontonx et à Dax. Ainsi l'échantillonnage effectué prend en compte des variations latérales et verticales mais également temporelles. Sur le Louts, nous avons effectué 5, 11 et 26 prélèvements correspondant aux crues de novembre, juin et au suivi. Cette rivière ne faisant pas l'objet de mesures hydrométriques spécifiques, il fallait en connaître les variations de débit. À cet effet, nous avons implanté un appareil conçu pour estimer les durées d'inondation en fonction des hauteurs dans une zone déterminée (Brunet & Gazelle, 1994). Ce système comptabilise les durées de submersion. En outre, les débits peuvent être appréciés par connaissance de la vitesse d'écoulement et de la section mouillée.

Mesure des facteurs physiques et chimiques de l'eau.– Les mesures des facteurs physiques ont été réalisées le jour même du prélèvement. Parmi ces facteurs, nous avons retenu le pH. Ces mesures ont été faites à l'aide d'un pH-mètre à électrode de verre. Les valeurs sont exprimées en unité pH à la température de 20 °C.

La conductibilité électrique indique l'état de minéralisation de l'eau étudiée. Cette mesure physique est exprimée en microsiemens à la température de 20 °C (Rodier, 1976).

Le potentiel d'oxydoréduction permet de connaître l'état d'oxygénation des eaux. Ce potentiel a été mesuré à l'aide d'une électrode redox, les résultats sont exprimés en mV.

Les matières en suspension totales (MEST) ont été déterminées par filtration d'un litre d'eau à travers un filtre GFC puis séchées à 100 °C durant 24 heures. Le filtre étant pesé avant et après l'opération, on a pu connaître les MES exprimées en mg/l. Après filtration, nous avons déterminé les éléments chimiques ; les échantillons d'eau ont été conservés à 2 °C et ont été analysés le sur- lendemain de la date des prélèvements. Les nitrates ont été réduits en nitrites dans une colonne de cadmium cuivré (Golterman *et al.*, 1978 ; Keeney & Nelson, 1982). Ces derniers ont été dosés par la méthode colorimétrique de Griess-Ilosvay modifiée.

L'ammonium, a été dosé par la méthode colorimétrique au bleu d'indophénol (Technicon, 1976). Après alcalinisation à pH_{13}, l'ammoniaque réagit avec l'hypochlorite pour donner la monochloramine. Cette dernière forme de l'indophénol bleu, dans une réaction en deux temps catalysée par le thymol.

Les orthophosphates ont été dosés en solution avec l'acide sulfurique, ces ions réagissent avec les ions molybdates pour donner l'acide phosphomolybdique. Celui-ci est ensuite réduit par l'acide ascorbique en bleu de phosphomolybdène dosé par photométrie (Golterman, *et al.*, 1978).

RÉSULTATS

LE SUIVI BIMENSUEL

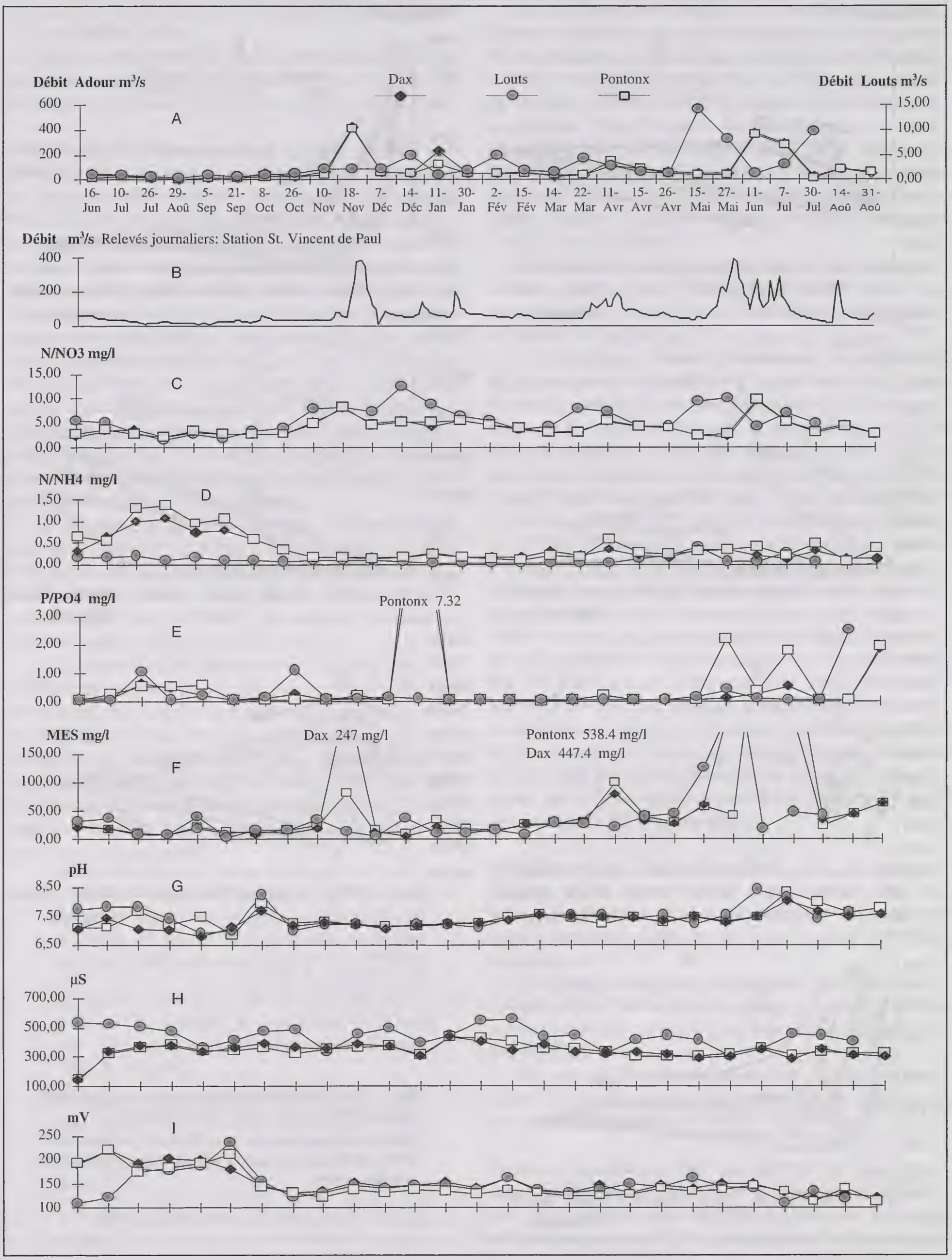
La pluviométrie moyenne du bassin a été estimée à 1278 mm d'eau pour une année hydrologique. Elle a été particulièrement importante en juin, juillet 1992.

Variations des débits.– Pendant la durée de l'étude (juin 1991 à août 1992), les débits instantanés présentent quatre pics : les 11 janvier, 11 avril, 11 juin et le 7 juillet 1992 (Fig. 2A, B). Ceux-ci correspondent à des phases de montée des eaux ayant recouvert les ripisylves (11 janvier-

Fig 2 (page suivante).– Suivi bimensuel (1991-1992) : Évolution temporelle des différents paramètres physico-chimiques.

(follow page).– Twice monthly survey of the evolution of different physico-chemical parameters (1991-1992).

Source : MNHN


Débit Adour m³/s
Dax
Louts
Pontonx
Débit Louts m³/s
A
600
400
200
0
15,00
10,00
5,00
0,00
16-Jun 10-Jul 26-Jul 29-Aoû 5-Sep 21-Sep 8-Oct 26-Oct 10-Nov 18-Nov 7-Déc 14-Déc 11-Jan 30-Jan 2-Fév 15-Fév 14-Mar 22-Mar 11-Avr 15-Avr 26-Avr 15-Mai 27-Mai 11-Jun 7-Jul 30-Jul 14-Aoû 31-Aoû
Débit m³/s Relevés journaliers: Station St. Vincent de Paul
B
400
200
0
N/NO3 mg/l
C
15,00
10,00
5,00
0,00
N/NH4 mg/l
D
1,50
1,00
0,50
0,00
P/PO4 mg/l
Pontonx 7.32
E
3,00
2,00
1,00
0,00
MES mg/l
Dax 247 mg/l
Pontonx 538.4 mg/l
Dax 447.4 mg/l
F
150,00
100,00
50,00
0,00
pH
G
8,50
7,50
6,50
µS
H
700,00
500,00
300,00
100,00
mV
I
250
200
150
100

Source : MNHN

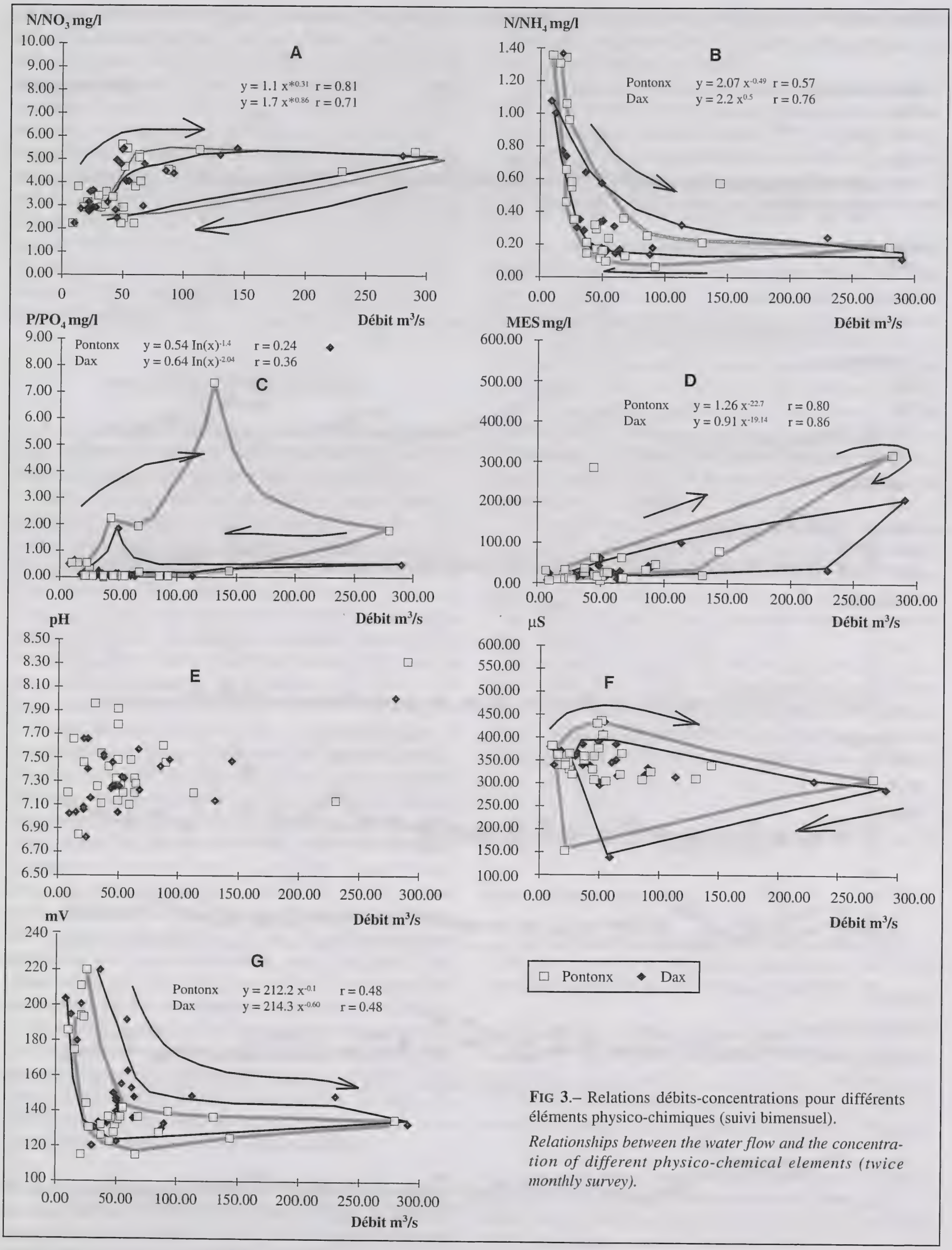


FIG 3.– Relations débits-concentrations pour différents éléments physico-chimiques (suivi bimensuel).

Relationships between the water flow and the concentration of different physico-chemical elements (twice monthly survey).

Source : MNHN

11 avril) ou à des phases de crues plus importantes (11 juin-7 juillet 1992).

Les deux crues les plus importantes ont donné lieu à des relevés spécifiques qui seront analysés plus loin. En une année, il est passé en moyenne à Dax $2{,}2.10^9$ m^3.

Modification des concentrations N-N03 - N-NH4 - P-PO4 et MES.– Du mois de juin au mois d'octobre 1991, les concentrations en N/NO_3 varient dans les eaux de l'Adour de 2 à 3,8 mg/l (FIG. 2C). En hiver, ces concentrations augmentent pour atteindre 5 mg/l. La montée des eaux du 11 avril 1992 occasionne des concentrations plus importantes (10 mg/l). Les valeurs sont sensiblement identiques à Pontonx et à Dax. Cependant on note des concentrations supérieures dans le Louts, principalement en janvier et en avril 1992. Dans le Louts, les concentrations varient entre 1,81 à 12,42 mg/l de $N\text{-}NO_3$; les plus forts taux sont enregistrés en janvier et en juillet. D'une façon générale les concentrations sont plus importantes que celles relevées dans l'Adour. Les coteaux de Chalosse, régulièrement amendés induisent par percolation un ruissellement des eaux riches en nitrates.

Les concentrations en $N\text{-}NH_4$ (FIG. 2D) ont été plus importantes durant l'été 91 qu'à l'approche de l'automne de la même année, principalement à Dax. Les concentrations en azote ammoniacal dans le Louts sont assez constantes (0,1 mg/l de $N\text{-}NH_4$). Au mois de juin on enregistre des valeurs importantes de 0,4 mg/l.

Les concentrations importantes en $P\text{-}PO_4$ (FIG. 2E) semblent en correspondance avec les accroissements des débits d'eau. À Pontonx, la faible augmentation du débit du 11 janvier (140 m^3/s) induit une très importante mise en solution du phosphore. Par contre, l'augmentation des débits de juin 1992 (380 m^3/s) semble permettre une mise en solution plus faible d'orthophosphates (2,20 mg à Pontonx). Sur les 296 analyses effectuées durant une année, on a pu enregistrer :

- 11 valeurs supérieures à 6 mg/l de $P\text{-}PO_4$ soit 3,7 %. 6 valeurs ont été relevées à Pontonx et 4 à Dax le 11 janvier 1992, 1 valeur enregistrée le 27 mai 1992 à Pontonx.
- 2 valeurs comprises entre 4-6 mg/l de $P\text{-}PO_4$ soit 0,67 %. 1 valeur relevée à Dax le 11 janvier 1992 et 1 valeur enregistrée le 31 août 1992 à Pontonx.
- 8 valeurs comprises entre 2-4 mg/l de $P\text{-}PO_4$ soit 2,7 %.
- 5 valeurs comprises entre 1-2 mg/l de $P\text{-}PO_4$ soit 1,6 %.
- 270 valeurs inférieures à 1 mg/l de $P\text{-}PO_4$ soit 91 %.

En établissant une parallèle avec des débits identiques, le taux de phosphore serait plus important en hiver qu'à la fin du printemps. On remarque que ces pics de phosphore soluble coïncident avec ceux des M.E.S, ce qui suggère qu'une partie au moins de ce phosphore soluble dérive des suspensions. Dans le Louts, les concentrations en phosphore sont plus faibles durant l'année (0,10 mg/l de $P\text{-}PO_4$). Elles correspondent à environ 5 à 8 fois les valeurs de fleuves ou ruisseaux contaminés (MEYBECK, 1982). En juillet, octobre et août, les valeurs sont plus importantes (1,05, 1,10 et 2,50 mg/l).

Les MES à Pontonx présentent de juin à décembre des valeurs moyennes de 10 à 11 mg/l. De janvier à juin, elles ont tendance à croître régulièrement pour atteindre des valeurs de 100 mg/l (FIG. 2F).

En établissant des comparaisons avec les courbes des débits, on peut remarquer que l'augmentation des débits du mois de janvier n'a entraîné qu'un très faible accroissement de la MES ; par contre, la montée des eaux du 11 avril, sensiblement identique à celle de janvier, produit une mise en suspension de 90 mg/l. La crue de juin (crue pluvio-nivale) dont les débits sont 2,5 fois plus importants induit une MES de 500 - 600 mg/l soit 5,5 fois plus que les valeurs relevées le 11 avril (crue nivale). Les concentrations de MES à Dax présentent les mêmes variations. Les valeurs les plus basses sont enregistrées de juin à décembre. Par la suite, on remarque une croissance entrecoupée de pics qui correspondent à des augmentations de débit. Le débit de 150 m^3/s enregistré le 11 janvier induit une MES de 12 mg/l, alors que le 11 avril, le débit de 110 m^3/s produit une mise en suspension de 100 mg/l. Ainsi donc, ces mises en suspension semblent, pour des débits équivalents, être plus importantes au printemps qu'en hiver. Le même phénomène se produit dans le Louts, car les concentrations en M.E.S varient de 3 mg/l en septembre à 243 mg/l en juillet.

Modification des facteurs physiques.– Les pH relevés à Pontonx, à Dax et sur le Louts (FIG. 2G) ont atteint des valeurs minimales le 5 et le 21 septembre 1991 ; ils ont ensuite augmenté régulièrement jusqu'en août 1992 avec quelques pics.

La conductibilité électrique des eaux (FIG. 2H) varie à Pontonx et à Dax de 150 à 470 µS. Sur le Louts, la conductibilité des eaux est plus importante, elle varie de 300 à 550 µS.

Le potentiel d'oxydoréduction (FIG. 2I) est plus élevé durant la période juin-octobre (200-220 µS) que par la suite (120-160 µS).

Relations quantitatives entre les débits et les concentrations des différentes espèces en solution ou en suspension.– Les relations entre le débit de l'Adour et la charge en nutriments et en M.E.S ont été analysées. Comme pour

Source : MNHN

la plupart des fleuves du monde, il existe une relation entre la charge en suspension et le débit liquide Q exprimé en m^3/s. Cette relation est du type $c = aQ^b$, l'exposant b variant en fonction des caractéristiques physiques, climatiques et hydrologiques des bassins (MEYBECK, 1979 ; LAMALLE *et al.,* 1989). Cette relation est utilisée par de nombreux auteurs pour décrire la liaison entre les concentrations des espèces en solution ou suspension et les variations annuelles saisonnières ou ponctuelles des débits liquides (OSBORNE *et al.,* 1980). Il existe une opposition entre la période des basses eaux et la période des hautes eaux. Il est possible de calculer une relation "débit-concentration" par saison hydrologique (BALLAND & VARET, 1979).

La corrélation débits-concentrations $N\text{-}NO_3$ est significative au seuil de 0,001 (r = 0,81) à Pontonx et (r = 0.71) à Dax (FIG. 3A). L'augmentation des débits permet une mise en solution jusqu'à 50 m^3/s ; par la suite, les concentrations restent à peu près constantes. On remarque que celles-ci sont différentes lors de la montée ou la descente des eaux. Sur le Louts, une très faible augmentation des débits induit la mise en solution de très importantes concentrations en azote nitrique.

Les relations débits-concentrations en $N\text{-}NH_4$ (FIG. 3B) diffèrent à Pontonx et à Dax (r = 0,57 et r = 0,76). Les corrélations sont significatives au seuil de 0.005 et 0,001. Nous remarquons que l'augmentation du débit engendre une dilution de l'azote ammoniacal. La diminution des concentrations est très marquée lorsque l'écoulement passe de 20 à 100 m^3/s.

La relation débit-concentration en $P\text{-}PO_4$ est peu significative à Dax au seuil de 0,1 (r = 0,36) (FIG. 3C). La relation débit-M.E.S est significative à Pontonx et à Dax au seuil de 0,001 (r = 0,80 et 0,86) (FIG. 3D). La charge en MES est très différente en montée ou en descente des eaux. Ces courbes montrent une diminution très importante de matière lorsque les débits avoisinent 280 m^3.

L'augmentation des débits induit une accentuation de la conductivité de l'eau pour des écoulements voisins de 50 m3/s (FIG. 3 F). Par la suite, bien que les débits continuent à croître, on enregistre une baisse de cette conductivité. On ne note pas de corrélation entre les débits et cet état de minéralisation. Cette même augmentation des débits produit une baisse des potentiels redox (FIG. 3G) aussi bien à Pontonx qu'à Dax et ce jusqu'à des écoulements voisins de 80 m^3/s. Par la suite, la baisse est moins prononcée.

CRUE PLUVIALE (NOVEMBRE 1991)

Évolution des débits.– Début novembre 1991, une pluviométrie importante est enregistrée dans le secteur du bas Adour. Nous avons comptabilisé 24 mm le 5 novembre et 31 mm le 14 novembre à Dax. Les précipitations varient à partir du 15 pour atteindre 24,3 mm puis 40,5 mm le 16, 17 mm le 18, 15,5 mm le 19 et 39 mm le 20. Cette eau a ruisselé très rapidement vers l'ensemble des rivières landaises.

À Pontonx, le débit s'accroît rapidement. En deux jours, il passe de 132 m^3/s le 15 novembre à 400 m^3/s le 17. Ce dernier persiste jusqu'au 18 à 7 heures. La décrue s'amorce par la suite. À Dax, l'augmentation des débits est plus progressive et régulière. Les maxima sont atteints le 21 novembre à 19 heures. Ils avoisinent 430 m^3/s correspondant au débit de débordement de la digue localisée en rive gauche. L'évolution des débits journaliers permet de cerner cette crue monogénique (FIG. 4A).

Variation de la qualité des eaux.– Les concentrations en azote nitrique augmentent (FIG. 4B) pendant la phase de crue à Pontonx et à Dax. Cette variation est plus brutale à Pontonx qu'à Dax où le phénomène est très régulier et progressif. Les maxima enregistrés sont voisins de 8 mg/l dans les sites de prélèvement. Le 17 à 20 heures, alors que le débit est maximum à Pontonx, la concentration croît encore et ce, jusqu'au 18 novembre 20 heures pour amorcer, par la suite, une diminution. À Dax, le maximum des concentrations est atteint le 18 alors que le maximum des débits se produira le 19 à 20 heures. Il existe donc, dans les deux cas, un décalage entre les maxima des concentrations en azote nitrique et les acrophases des débits. À Dax, le pic des concentrations précède de 36 heures l'hydrographe. Ce phénomène appelé "lag effect" (GLOVER & JOHNSON, 1974; WALLING & FOSTER, 1975) se traduit par un décalage sur la courbe établissant la relation débits-concentrations. À Pontonx, le chimiographe suit l'hydrogramme de la crue avec 6 heures de décalage. En début de montée des eaux, on assiste à une légère dilution qui coïncide avec une baisse de la conductivité, ce qui montre que cette crue est d'abord provoquée par le ruissellement. Les concentrations augmentent rapidement simultanément avec les débits.

Les concentrations en azote ammoniacal (FIG. 4C) présentent de petites alternances à Pontonx durant la phase de crue. Au maximum du débit, on relève des taux d'azote légèrement plus importants (0,2 à 0,35 mg/l). Lors de la phase de décrue, on note une augmentation des concentrations. À Dax, le mécanisme semble un peu différent. Pendant la phase de crue, on remarque une diminution des concentrations en $N\text{-}NH_4$ jusqu'à 0,05 mg/l ; lors de la phase de décrue, ces taux passent à 0,15 mg/l. L'augmentation des débits a pour conséquence une dilution de l'azote ammoniacal. Sur le Louts les concentrations d'azote ammoniacal diminuent au moment de la crue, elles atteignent 0,04 mg/l de $N\text{-}NH_4$.

La concentration en phosphore dissous semble en relation avec l'augmentation des débits d'eau à Pontonx (FIG. 4D). Un maximum de 8,3 mg/l de $P\text{-}PO_4$ est atteint pour 300 m^3/s. Lorsque le débit atteint 316 à 336 m^3/s, le

Source : MNHN

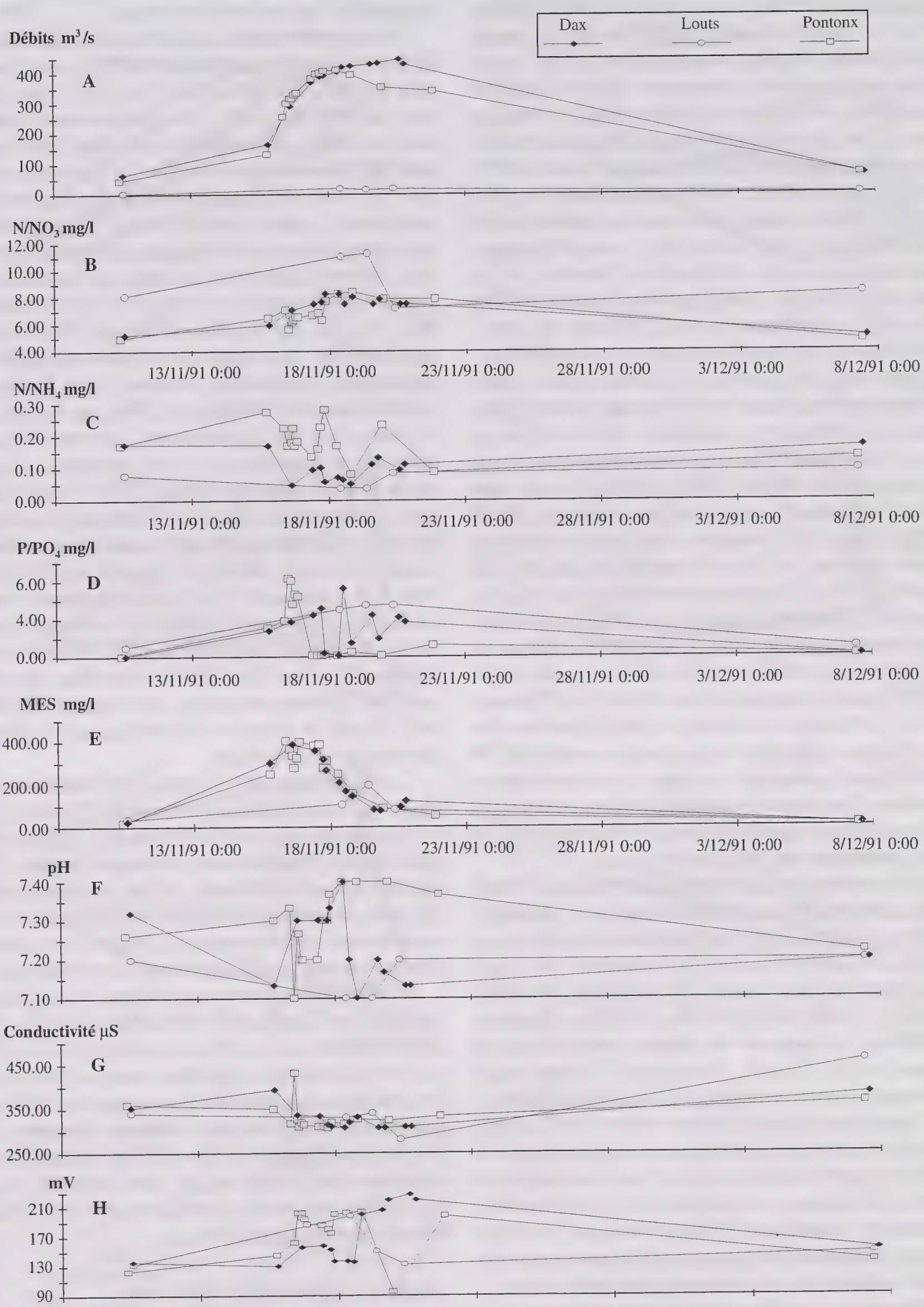


FIG 4 .– Crue de novembre 1991 : Évolution temporelle des différents paramètres.

The November 1991 flood: evolution of the different parameters over time.

Source : MNHN

phosphore dissous varie de 5 à 8 mg/l. Enfin, pour des débits supérieurs à 336 m^3/s, les concentrations sont plus faibles (0,1 à 1 mg/l). On peut remarquer que ce pic de phosphore soluble coïncide avec celui des M.E.S, ce qui suggère qu'une partie de ce phosphore dérive d'un phosphore particulaire adsorbé sur la fraction fine des éléments minéraux. À Dax, la concentration en $P\text{-}PO_4$ croît régulièrement en corrélation avec les débits pour atteindre le 17 à 17 heures, 4 mg/l de $P\text{-}PO_4$, ce qui correspond à un débit de 390 m^3/s. L'augmentation ultérieure des débits jusqu'à 450 m^3/s induira une chute des concentrations. Contrairement à ce qui se déroule à Pontonx, on ne remarque pas à Dax de correspondance entre le pic des M.E.S et celui du phosphore dissous. La baisse du potentiel redox pourrait expliquer localement cette désorption.

La MES (FIG. 4E) relevée à Pontonx évolue en présentant deux maxima, l'un le 16 à 9 heures, l'autre le 16 à 20 heures. En établissant un parallèle avec la courbe des débits, on constate que cette mise en suspension est maximale à Dax pour des débits de 256 m^3/s. Par la suite, bien que ceux-ci continuent à augmenter, on n'observe pas de surcroît de charge. Au contraire, alors que le maximum des débits est atteint, le 18 à 17 heures, la charge n'est plus que de 250 mg/l. Le ruissellement intervient ici massivement dès le début de la crue ce qui induit un décalage important entre le pic des M.E.S et le pic des débits. À Dax, la courbe de la MES présente une plus grande régularité avec un palier maximum atteint dès le 16 à 15 heures jusqu'au 17 à 9 heures. On remarque que les courbes des MES de Pontonx et de Dax se superposent assez bien, ce qui signifie que la matière est mise en suspension au même instant. Les pluies importantes enregistrées dans cette partie du bassin peuvent expliquer cette migration de la matière des berges vers le lit mineur.

Les pH évoluent de 7,1 à 7,4 dans les eaux de l'Adour (FIG. 4F). Une augmentation importante de la conductivité électrique (FIG. 4G) (430 µS) est enregistrée à Pontonx le 16 entre 9 heures et 15 heures alors que l'hydrogramme de crue présente un maximum. Un décalage précède le pic de crue de 19 heures. À Dax, ce pic est moins prononcé, il engendre des faibles modifications de la conductivité (300-330 µS). Il intervient 18 heures avant le pic de crue. Ces pics correspondent à une augmentation ionique importante dans les eaux dues à un lessivage intense par les pluies. Ce phénomène est assez rapide à Pontonx où il dure 6 heures alors qu'il est beaucoup plus lent à Dax (24 heures). Les potentiels d'oxydoréduction augmentent très rapidement à Pontonx alors que les débits sont encore modérés. Dès que le débit maximum est atteint, on enregistre une diminution du potentiel redox. À Dax, le phénomène est très progressif en début de crue.

Relations débits-concentrations.– Nous avons établi les corrélations entre les concentrations des nutriments transportés et les débits, mais également entre la charge solide et les débits lors de ces hautes eaux.

Nous observons une assez bonne corrélation entre les débits et les concentrations en $N\text{-}NO_3$, aussi bien à Dax qu'à Pontonx (FIG 5A). r = 0,71 et 0,95 ce qui est significatif au seuil de 0,001. Les concentrations augmentent avec les débits pour atteindre une valeur limite de 8 mg/l pour des débits avoisinant 400 m^3/s. Lors de la montée de crue, les concentrations en azote à Pontonx sont toujours supérieures à celles relevées à Dax. En phase de décrue, les concentrations sont inférieures à Pontonx par rapport à Dax. La corrélation entre les débits et l'azote ammoniacal n'est significative qu'à Dax (r = 0,69 seuil 0,001) (FIG. 5B). On note un effet de dilution : les débits importants induisent une diminution des concentrations en azote ammoniacal surtout bien visible à Dax. La corrélation entre le phosphore dissous et le débit est de 0.46 à Dax. Il est intéressant de remarquer que l'augmentation du débit provoque un premier pic dans les concentrations en phosphore (3 mg/l) correspondant à 130-170 m^3/s respectivement à Pontonx et à Dax. Un second pic de concentration bien plus important (7,8 mg/l) apparaît pour des écoulements voisins de 300 m^3/s à Pontonx et 420 m^3/s à Dax (FIG. 5C). Enfin, la MES et le débit présentent respectivement les corrélations de 0,49 et 0,45 à Pontonx et à Dax. Cette corrélation est significative au seuil de 0,01 à Pontonx et à Dax (FIG. 5D). On remarque en montée de crue une différence de charge, et ce jusqu'à 400 m^3/s. Lors de la décrue, la charge reste identique en ces deux points du réseau hydrographique

La corrélation entre les débits et la conductibilité électrique de l'eau est réalisée à Pontonx et à Dax (r = 0.45 et 0.79) pour des seuils de 0.01 et 0.001. L'augmentation du débit induit à Pontonx une diminution de cette conductivité et ce, jusqu'à 430 m^3/s. À Dax, on remarque jusqu'à des débits voisins de 170 m^3/s une augmentation de cette conductivité. Par la suite, ce facteur de minéralisation diminue comme nous l'avons exposé précédemment.

La corrélation entre le potentiel d'oxydoréduction et les débits est significative à Pontonx (r = 0.6) au seuil de 0.001 et à Dax (r = 0.45) au seuil de 0.01. On remarque qu'une augmentation des débits provoque dans un premier temps un accroissement de ces potentiels en liaison certainement avec l'agitation et le brassage des eaux. Le palier de crue s'accompagne d'une brusque diminution de cette oxydation due au fait que les fines particules en suspension riches en matière organique provoquent vraisemblablement une anoxie partielle.

CRUE PLUVIO-NIVALE (JUIN 1992)

Évolution des débits.– Une pluviométrie importante sur l'ensemble du bassin versant de l'Adour est à l'origine de cette crue. On enregistre, dès fin mai 1992, de très impor-

Source : MNHN

FIG 5.– Relations débits- concentrations (crue de novembre 1991).

Relationships between water flow and concentrations (November 1991 flood).

Source : MNHN

tantes précipitations. Celles-ci se poursuivent début juin (le 1 : 40,5 mm, le 3 : 28 mm, le 5 : 20 mm, enfin le 8 : 44 mm à Dax). Les relevés mensuels de mai et juin sont respectivement de 52,9 mm et 256,7 mm à Dax. Cette eau a transité dans le bassin versant et a engendré une crue de type pluvio-nival (PARDÉ, 1955) car elle est issue de la concomitance de deux facteurs : la fonte des neiges des sommets pyrénéens et les pluies abondantes.

Les deux hydrogrammes de crue à Pontonx et à Dax traduisent en fait plusieurs mouvements élémentaires de crue et de décrue (crue polygénique) qui se succèdent du 5 juin au 28 juin 1992, en présentant, à Pontonx et à Dax, des maxima respectifs de 449 m^3/s et 455 m^3/s les 12 et 13 juin (FIG. 6A). On remarque dans chaque phase une montée rapide de crue en 2 jours suivie d'une décrue qui s'étale sur 5 à 6 jours.

Les débits sont plus réguliers à Dax qu'à Pontonx du fait de la présence des barthes. Lors de la phase de crue, l'eau inonde les barthes ce qui limite l'augmentation du débit du fleuve. Cette eau accumulée sera restituée progressivement, maintenant ainsi un débit plus élevé qu'à Pontonx. La surface inondée représente 16,8 km^2 (BRUNET, 1994), le volume d'eau ainsi retenu dépasse $11,10^6$ m^3 pour une submersion moyenne de 0,6 m à 0,7 m. Le volume d'eau qui a transité à Dax durant ces 29 jours est estimé à $590,10^6$ m^3.

Variation de la qualité des eaux.– L'évolution des concentrations en $N\text{-}NO_3$ est similaire à Pontonx et à Dax. Les maxima sont atteints le 12.6 à 9 heures à Pontonx et à Dax avec une valeur de 10 mg/l environ. Sur le Louts, les concentrations sont plus élevées puisqu'elles atteignent 13 mg/l lors du pic de crue. (FIG. 6B) Les variations de concentrations en azote ammoniacal (FIG. 6C) s'échelonnent de 0,05 à 2,81 mg/l à Pontonx et de 0,04 à 1,50 à Dax. Les concentrations minimales sont enregistrées lorsque les valeurs maximales de l'hydrogramme sont atteintes. Lors de la crue d'été, les concentrations d'azote minéral dans le Louts varient de 4,5 mg/l le 27 mai/1992 à 10 heures jusqu'à 13,55 mg/l le 13 juin 1992 à 10 heures.

Les mises en solution du phosphore ($P\text{-}PO_4$) (FIG. 6D) sont importantes au moment où les débits avoisinent 450 m^3/s. À Pontonx, les concentrations atteignent alors 2 mg/l. Cependant, la plupart des valeurs s'échelonnent de 2,50 à 4,70 mg/l. Cette mise en solution est réduite lors de la crue de juin (1,64 mg/l pour un débit de 440 m^3/s). Les concentrations étaient plus importantes lors de la crue du mois de novembre (8 mg/l pour un débit de 300 m^3/s). À Dax, les premiers et second pics de phosphore soluble sont en correspondance avec les seconds et troisième pics des M.E.S, ce qui signifie qu'une partie de ce phosphore est issue du phosphore particulaire contenu dans ces matières. À Pontonx un seul pic de phosphore soluble est distinct du troisième pic des M.E.S. Ainsi donc, lors de cette crue on note une différence de charge sur les particules minérales.

Les deux courbes relatives aux concentrations de la MES, relevées à Dax et à Pontonx, se superposent assez bien malgré quelques fluctuations (FIG. 6E). Trois pics sont bien visibles et correspondent respectivement à Pontonx et à Dax aux périodes du 11 juin à 7 heures et à 13 heures, du 14 juin à 13 heures et à 20 heures, du 19 juin à 15 heures et le 20 juin à 19 heures pour lesquelles les concentrations varient de 400 à 750 mg/l, de 520 à 600 mg/l et enfin de 230 à 350 mg/l. Les pics de MES observés le 11.6 à Pontonx et à Dax respectivement à 7 heures et à 13 heures, précèdent l'hydrogramme de crue d'une trentaine d'heures. Ce décalage important suggère que le ruissellement intervient dès le début de la crue, par contre, ce décalage se réduit considérablement lors du second événement hydrologique par rapport au pic des débits. Ceci nous permet de penser que la montée de crue est d'abord liée à la mise en charge de la nappe et que la contribution du ruissellement est tardive. Cette matière est mise en suspension presque instantanément à Pontonx et à Dax ; le décalage entre les 2 pics n'est que de quelques heures. En début et en fin de crue, on note des valeurs de MES bien supérieures à Pontonx qu'à Dax. Au moment de la crue, ces taux sont 2 et 9 fois plus importants qu'au moment des basses eaux à Pontonx et à Dax. Sur le Louts, les concentrations en M.E.S varient de 35,20 mg/l le 13 juin à 10 heures à 474 mg/l le 18 juin à 16 heures.

Les pH enregistrés à Pontonx, à Dax et sur le Louts, fluctuent de 7,2 à 8,3 (FIG. 6 F).

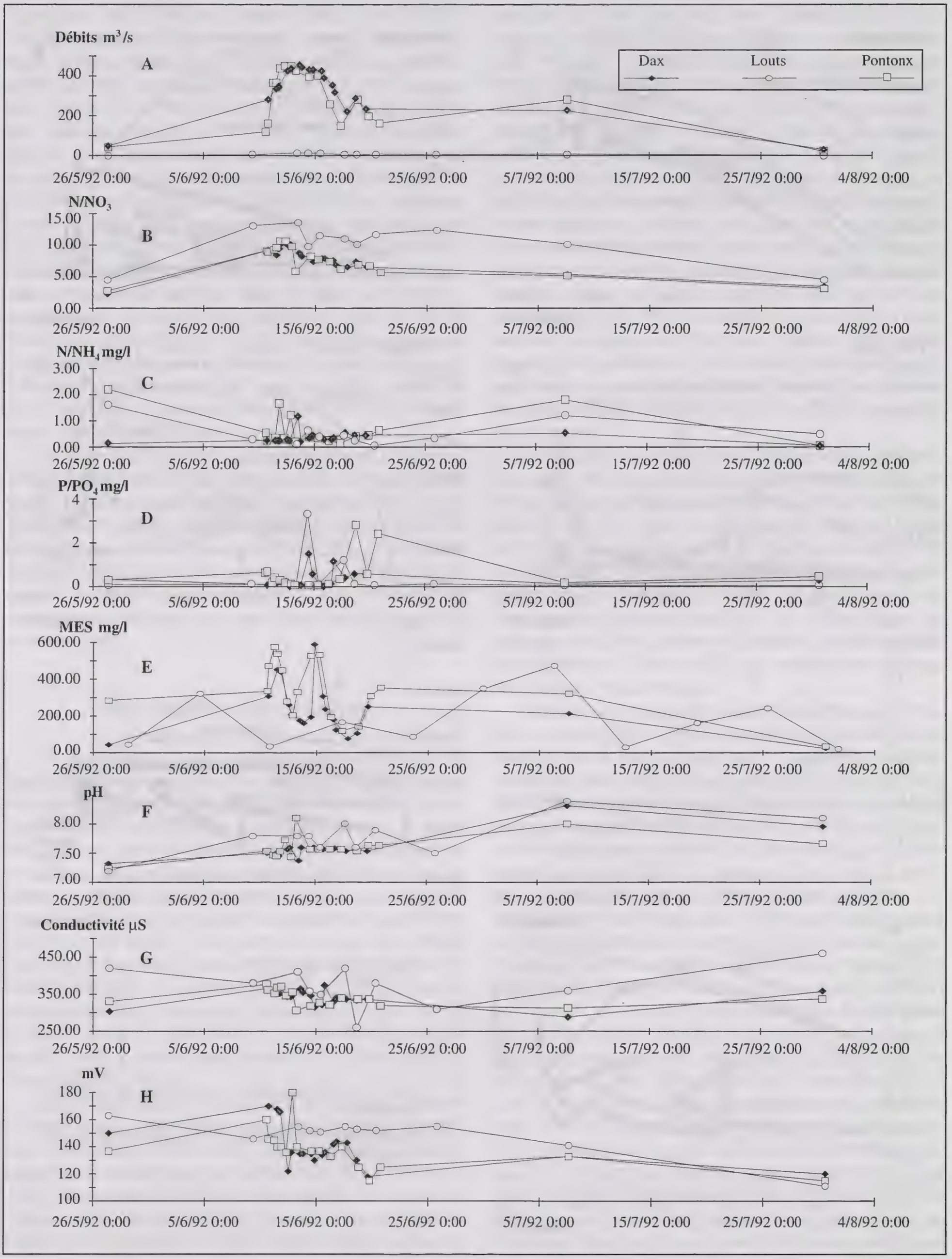
La conductivité électrique des eaux (FIG. 6G) est importante à Pontonx et à Dax durant la phase de montée de l'hydrogramme (370 µs-380 µs). Dès que le pic de crue est passé, les valeurs décroissent et se stabilisent entre (330 µs et 350 µs). À Dax, il faut remarquer un pic le 15 juin à 20 heures. Une légère reprise de crue le 7 juillet montre, cette fois, une diminution de la conductivité électrique des eaux. Ces variations peuvent résulter d'un lessivage des berges lors de la montée des eaux. Le potentiel d'oxydoréduction augmente à Pontonx et à Dax au moment de l'accroissement des débits, puis, les valeurs diminuent.

Corrélations débits-concentrations.– En établissant les relations débits-concentrations, nous constatons une bonne corrélation entre les débits et l'azote nitrique $r = 0,71$ à Pontonx et $r = 0,85$ à Dax, ce qui est significatif au seuil de 0,001 (FIG. 7 A). L'augmentation des concentrations est très rapide à Pontonx puisque pour un débit voisin de 110 m^3/s les taux relevés sont de 9 mg/l d'azote nitrique.

FIG. 6 (page suivante).– Crue de juin 1992 : Évolution temporelle des différents paramètres.

(follow page).– The June 1992 flood: evolution of the different parameters over time.

Source : MNHN


Débits m³/s
A
Dax
Louts
Pontonx
400
200
0
26/5/92 0:00
5/6/92 0:00
15/6/92 0:00
25/6/92 0:00
5/7/92 0:00
15/7/92 0:00
25/7/92 0:00
4/8/92 0:00
N/NO3
15.00
10.00
5.00
0.00
B
N/NH4 mg/l
3.00
2.00
1.00
0.00
C
P/PO4 mg/l
4
2
0
D
MES mg/l
600.00
400.00
200.00
0.00
E
pH
8.00
7.50
7.00
F
Conductivité µS
450.00
350.00
250.00
G
mV
180
160
140
120
100
H

Source : MNHN

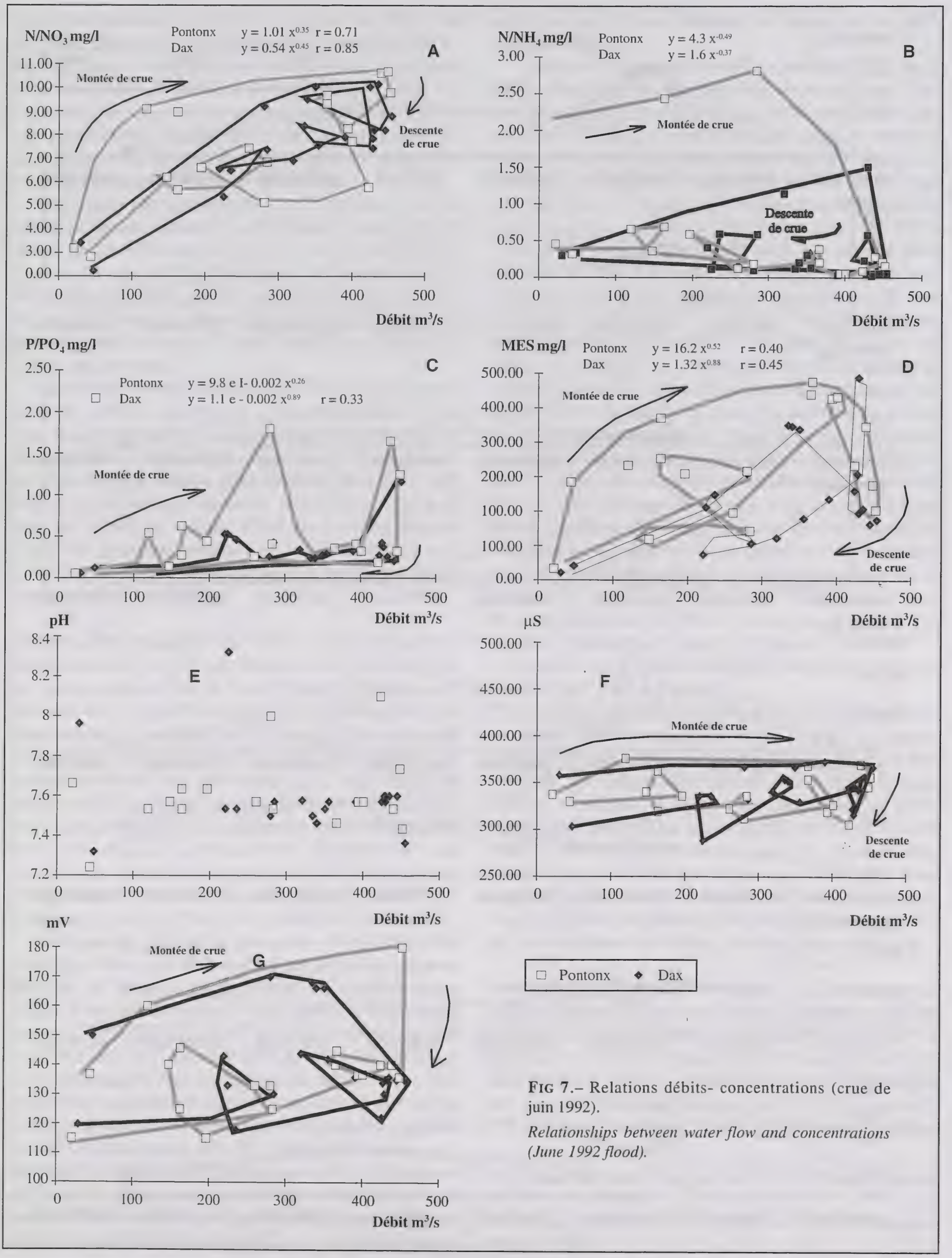


FIG 7.– Relations débits- concentrations (crue de juin 1992).

Relationships between water flow and concentrations (June 1992 flood).

Source : MNHN

Lors de la crue du mois de novembre 1991, cette mobilisation de l'azote était beaucoup plus lente. À débit identique, les taux étaient de 6,25 mg/l. La corrélation entre les débits et l'azote ammoniacal à Pontonx et à Dax n'est pas significative (FIG. 7 B). Il en est de même pour la corrélation entre les débits et le P-PO_4 (FIG. 7 C). Il faut noter, comme nous l'avions remarqué lors de la crue du mois de novembre 1991, que l'augmentation du débit provoque un accroissement des taux de phosphore. Nous trouvons quatre pics à Pontonx correspondant à des écoulements de 110, 170, 280 et 420 m^3/s. Les taux relevés sont plus faibles que lors de la crue de juin 1992 puisque le maximum atteint est de 1,70 mg/l. Par contre, entre la MES et les débits, la corrélation est réalisée au seuil de 0,01 à Pontonx et à Dax (FIG. 7 D). Pour un même débit, on remarque une différence de charge. Celle-ci est supérieure à Pontonx d'environ 100 mg/l pour des débits variant de 50 à 400 m^3/s. Il faut noter des taux de MES bien supérieurs à ceux relevés lors de la crue de novembre.

Les corrélations débits-concentrations avec la conductibilité et le potentiel d'oxydoréduction ne sont pas significatifs. Il faut remarquer que l'augmentation des débits modifie très peu la conductibilité des eaux alors que durant la crue du mois de novembre 1991, nous avions noté une baisse globale de ce paramètre en phase avec la montée des eaux. Le comportement du potentiel redox est sensiblement identique à ce qui s'était produit lors de la première crue.

DISCUSSION - CONCLUSION

De cette étude, il nous semble intéressant de retenir quelques points importants. Les variations des concentrations en éléments dissous et en M.E.S sont sous l'influence des débits d'eau et donc des saisons. Il apparaît, de plus, que les concentrations des divers éléments et les débits d'eau varient dans le temps au fil des saisons. En outre, lors des phases de crues, il existe un décalage dans le temps entre les maxima des concentrations en éléments dissous et en M.E.S d'une part et les pics des débits d'autre part. On note également une diminution des M.E.S lorsque les débits avoisinent 350-400 m^3/s, c'est-à-dire lorsque les ripisylves sont submergées (BRUNET & GAZELLE 1995). D'autre part, la zone des Barthes constitue un bassin compensateur permettant l'écrêtement des crues (BRUNET, 1994).

Les concentrations d'azote nitrique, très basses en été (3 mg/l) (HILL, 1986, 1990), atteignent pourtant 10 mg/l lors des hautes eaux de juin. Ceci confirme la relation entre les concentrations et les débits d'eau (HILL & WYLIE, 1977 ; BALLAND & VARET, 1979 ; FOSTER *et al.*, 1989 ; OSBORNE & KOVACIC, 1991). GLANDON *et al.* (1981), LOWRANCE & LEONARD (1988), FOSTER (1980) soulignent aussi les relations entre ces mêmes concentrations et les saisons. La mobilisation de cet azote est plus rapide en juin 1992 qu'en novembre 1991. Les concentrations en azote nitrique augmentent très progressivement lors de la crue du mois de novembre 1991 puisqu'elles passent en 4 jours de 6,5 à 8,5 mg/l. Lors de la crue du mois de juin, cette augmentation est beaucoup plus rapide, en effet, les concentrations passent en 4 heures de 6 à 9 mg/l. Les amendements pour la maïsiculture, la minéralisation de l'azote organique présent dans les ripisylves sont certainement en partie responsables de ces importantes concentrations (Brunet et Astin à paraître). Il faut noter une relation entre ces fortes concentrations et l'activité de la zone riveraine (COOPER A, 1990) ne serait-ce qu'à travers la croissance de la végétation (COOPER & COOKE, 1984). Enfin, dans le Louts, nous avons pu noter des concentrations très supérieures en azote par rapport à l'Adour. L'amendement des coteaux de la Chalosse permet d'expliquer éventuellement ces faits.

Le comportement de l'azote ammoniacal semble différent lors des deux crues. Ainsi, lors de la crue d'hiver, les concentrations maximales relevées à Pontonx avoisinent 0,30 mg/l. À Dax, ces concentrations sont plus faibles (0,15 mg/l). Lors de la crue d'été, on observe un effet de dilution. Ainsi, lors du maximum des débits, les concentrations ne sont plus que de 1 à 1,5 mg/l ; après la crue ces concentrations augmentent. Pour de faibles débits, on remarque aussi bien à Pontonx qu'à Dax, un effet de dilution. Ainsi donc, l'azote est surtout transféré par lessivage et écoulement hypodermique.

Nous avons enregistré des concentrations en phosphore dissous très variables en fonction des saisons et culminantes au moment des crues. La mise en solution du phosphore se réalise plus facilement en hiver (COOKE, 1988). Ainsi, la désorption du phosphore est maximale à Pontonx lorsque le débit avoisine 300 m^3/s (8 mg/l) alors qu'à Dax les concentrations les plus élevées sont enregistrées pour des débits d'environ 430 m^3/s (7,5 mg/l). Les concentrations en phosphore dissous sont donc très différentes lors des deux crues : elles étaient en moyenne de 2,62 mg/l à Pontonx et 2,80 mg/l à Dax lors de la crue d'hiver et, pour des débits similaires de 0,64 mg/l à Pontonx et 0,36 mg/l à Dax lors de la crue de juin. Lors de la crue de novembre la mise en solution du phosphore est très importante. HARMS *et al.* (1978) ont enregistré ponctuellement, sur une petite rivière, des valeurs de PO_4 de 5,18 mg/l. KEUP (1968), CONNELL (1972), CAHILL (1974) ont noté les augmentations des concentrations du P-PO_4 durant ces périodes de crues en relation avec ces montées d'eau. Ce relarguage de phosphore dissous se déroule par bouffées (PILLEBOUE & DORIOZ 1986). Ces pics importants sont concomitants des pics de M.E.S, ce qui permet de penser qu'une grande partie du phosphore dissous provient du phosphore particulaire

Source : MNHN

associé à ces sédiments (DORIOZ et al., 1989). La reprise d'un écoulement important au moment de la crue d'automne a permis la remobilisation du phosphore P-PO_4 accumulé dans les sédiments de la rivière pendant plusieurs mois de basses eaux (JOHNSON *et al.*, 1976 ; HARMS *et al.*, 1978 ; FROELICH, 1988 ; KAMP-NIELSEN, 1977). Ainsi, en période de basses eaux se produit le stockage du phosphore dans les sédiments. Les teneurs en phosphore (P-PO_4) dans les eaux sont alors faibles (DORIOZ *et al.*, 1989).

Le lessivage des berges dû à une pluviométrie importante lors de la crue du mois de novembre a certainement permis la reprise du phosphore stocké dans la zone riveraine (COOKE, 1988 ; GLANDON *et al.*, 1981). Les taux importants d'orthophosphates relevés sont concomitants d'une forte pluviométrie dans le Bas-Adour. À cet endroit la configuration des berges entraîne certainement un ruissellement de surface, ce qui pourrait expliquer ces variations importantes. Par ailleurs, de nombreux auteurs ont étudié les pertes en phosphore par ruissellement de surface sur les bassins-versants (SCHUMAN *et al.*, 1973 ; SHARPLEY *et al.*, 1976 ; SHARPLEY & SYERS, 1976 ; CORELL *et al.*, 1977 ; SHARPLEY & SYERS, 1979 ; AHUJA *et al.*, 1982). Le phosphore est exporté par érosion mécanique vers la rivière où il est véhiculé par les particules en suspension. Un équilibre tend à s'établir entre ces particules et le phosphore en solution. Les phénomènes d'absorption et de désorption sur les matières en suspension dépendent des conditions du milieu (POMEROY *et al.*, 1965 ; MAYER & GLOSS, 1980 ; DORIOZ *et al.*, 1989).

Les modifications passagères du potentiel d'oxydoréduction au moment des phases de crue semblent induire également une désorption du phosphore lié aux sédiments fins transportés (COUNILH *et al.*, 1982) créant un état transitoire d'hydromorphie (COOKE, 1988) (O.N.F., 1981). Ainsi, l'augmentation du phosphore soluble est en corrélation avec la diminution de l'Eh (PONNAMPERUMA, 1972 ; DAHM *et al.*, 1987). Des analyses permettant de quantifier les concentrations en phosphore particulaire sur les sédiments prélevés nous indiquent de fortes valeurs (0,65 mg/g).

Les concentrations en M.E.S semblent également varier en fonction des saisons et des débits d'eau. En début d'année, le mouvement des particules stockées sur les versants est faible, il sera plus important vers l'été (BIROT, 1952 ; BERTHOIS, 1956 ; JANSSON, 1989 ; CLAUSEN & JOHNSON, 1990). Les valeurs minimales pour la M.E.S s'observent en automne, début d'hiver avec des moyennes de 11 mg/l. À la fin de l'hiver et au printemps, on enregistre des maxima plus importants de 40 à 60 mg/l. Il existe une corrélation entre les débits solides et liquides (MEYBECK 1979 ; PROBST & BAZERBACHI, 1986 ; VROLIX & PISSART, 1989 ; LAMALLE *et al.*, 1989). Pour des débits sensiblement identiques à différentes saisons, il ressort que les concentrations sont plus importantes au printemps-été (80 mg/l) qu'en hiver (20 mg/l). Lors des phases de crues, les pics de concentration précèdent ou suivent l'hydrogramme de crue et cela en fonction des espèces minérales dissoutes ou en suspension (GLOVER & JOHNSON, 1974 ; WALLING & FOSTER, 1975). Il est intéressant de remarquer que la conductibilité augmente avec les débits et ce jusqu'à 50 m^3/s. Lors de la crue d'automne, ce paramètre diminue jusqu'au pic de crue. Au fil de la décrue, les valeurs augmentent à nouveau. Lors de la crue de printemps, cette augmentation est très limitée. Ces faits semblent prouver que le lessivage important des berges lors de la crue pluviale a permis une dilution des matières minérales. Ce ruissellement de surface permet le transfert du phosphore particulaire associé aux M.E.S. Les potentiels d'oxydoréduction ont tendance à diminuer lors des basses eaux et cela jusqu'à des écoulements voisins de 70 m^3/s. Lors des phases de crue on remarque une similitude entre l'augmentation des débits et celle du potentiel redox. La décrue permet le retour à des valeurs moyennes de 110-130 mV.

L'évolution de ces divers paramètres en deux points du réseau hydrographique a permis de montrer que les fleuves ne constituent pas de simples entités linéaires mais des systèmes dynamiques en perpétuelle interaction avec l'ensemble de leur bassin versant. Ainsi, sur un cycle hydrologique, nous avons pu constater le rôle prépondérant des ripisylves lors des phases de crue dans la rétention des MES (BRUNET & GAZELLE, 1995). De part leur position entre les écosystèmes terrestres et aquatiques, ces zones inondables sont amenées à réguler les transferts de matière (LIKENS & BORMANN, 1974 ; BRINSON *et al.*, 1980 ; SWANSON *et al.*, 1982 ; BRINSON *et al.*, 1983, 1984 ; PETERSON & ROLFE, 1985 ; PINAY *et al.*, 1990 ; BRUNET, 1994). Ces zones jouent également des rôles importants vis-à-vis de l'azote organique associé à des sédiments fins (BRUNET *et al.*, 1993). Elles interviennent pour utiliser l'azote minéral présent dans le fleuve lors des basses eaux, enfin elles permettent en automne un relarguage de l'azote minéral à partir de l'azote organique piégé dans les ripisylves (BRUNET & ASTIN[1]). Ainsi, les plaines inondables jouent des rôles essentiels dans le fonctionnement des systèmes aquatiques (ALLEN, 1965 ; HYNES, 1975 ; GREGORY *et al.*, 1991). Nous avons pu remarquer que les concentrations en azote ou en carbone organique associé à des sédiments variaient considérablement au sein d'une zone inondable (BRUNET & ASTIN[2]).

Depuis 1973, il a été possible de suivre les variations de certains paramètres en un point du réseau hydrographique voisin de Dax (station de St-Vincent-de-Paul en amont de Dax, *cf* FIG. 1). Il nous a paru intéressant de savoir, grâce aux données de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, quelles étaient les variations des concentrations en azote et en phosphore dissous sur l'Adour dans le tronçon étudié.

Source : MNHN

TABLEAU I.– Moyennes des débits et des nutriments relevés à Saint-Vincent de Paul. (1973-1991).
Mean values of water flow and nutrients measured at Saint-Vincent de Paul (1973-1991).

Périodes	Débits m^3/s		N/NO^3		N/NH_4		P/PO_4	
	moyenne	sd	moyenne	sd	moyenne	sd	moyenne	sd
1973	75.2	15	0.9	0.13	0.4	0.15	0.11	0.02
1974-1976	96.5	16.5	1.5	0.15	0.72	0.26	0.15	0.02
1976-1978	98.8	11.4	1.44	0.16	0.45	0.06	0.12	0.04
1978-1982	100.3	16.4	2.29	0.19	0.76	0.12	0.15	0.02
1982-1986	75	10.2	2.67	0.22	0.98	0.15	0.22	0.05
1986-1991	68.2	11.9	3.7	0.29	1.46	0.21	0.26	0.05

D'une façon générale, on remarque des pics importants correspondant à des crues d'automne-hiver ou de printemps (400 m^3/s de débit). Les valeurs minimales des débits étaient de 25 m^3/s jusqu'en 1985. Depuis cette date, les débits à l'étiage ont tendance à diminuer. La fréquence élevée des pics de crue a tendance à régresser. En établissant les moyennes des débits pour diverses périodes nous remarquons une augmentation moyenne jusqu'à la période 1978-1982. Par la suite, on note une diminution importante de ces valeurs. Cette diminution des débits est également enregistrée en 1980 sur la Garonne (ETCHEBER, 1986).

On constate (TAB. I) une augmentation constante des concentrations moyennes en nitrates, les valeurs maximales ayant été atteintes en 1987. Cette croissance semble se produire par paliers de durées variables. En effet, en calculant les valeurs moyennes, on note plusieurs unités correspondant aux années (1974-1976) (1976-1978) (1978-1982) (1982-1986) (1986-1989), ce qui délimite des périodes de 3 ans, 3 ans, 5 ans, 5 ans, 4 ans. Ainsi, en observant les moyennes des concentrations en azote nitrique, on note une augmentation constante de celles-ci. Les valeurs de ces moyennes ont quadruplé depuis 1973. Les taux actuels relevés semblent indiquer l'amorce d'une diminution. Les moyennes des concentrations en azote ammoniacal ont été élevées durant la période (1974-1976). Depuis 1976-1978 ces valeurs moyennes n'ont cessé d'augmenter. Elles ont triplé depuis 1973.

On remarque une rythmicité dans la fréquence d'apparition des pics de $P\text{-}PO_4$ avec des valeurs de 0,3-0,4 mg/l ainsi qu'un taux important en 1983 (0,9 mg/l) et de fortes valeurs en 1989 et 1990. Jusqu'en 1986, les valeurs minimales sont voisines de 0 alors qu'après, les minima sont généralement de 0,1 mg/l. Les moyennes relevées durant ces périodes ont doublé depuis 1973. L'évolution des concentrations en éléments dissous ou particulaires est donc en relation avec les saisons, les débits (JOHNSON *et al.*, 1976; MEYER & LIKENS, 1979; HILL, 1986), mais également avec l'évolution du temps.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos vifs remerciements à Monsieur J.-P. BRAVARD Professeur de l'Université Paris-Sorbonne, à Monsieur M. MEYBECK Directeur de recherches à l'Université de Paris VI, à Monsieur F. Gazelle chercheur au Géode CNRS Toulouse pour leurs précieux conseils, à Messieurs G. PRATS et F. SIMONET de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne pour leur collaboration.

BIBLIOGRAPHIE

AHUJA L.R. SHARPLEY A.N. & LEHMAN O.R., 1982.– Effect of soil slope and rainfall characteristics on phosphorus in runoff. *J. Env. Qual.*, 11 : 9-13.

ALLEN J.R.L., 1965.– A review of the origin and characteristics of recent alluvial sediments. *Sedimentology,* 5 : 81-191.

BALLAND, P. & VARET, G., 1979.– Application des relations concentration-débit à l'estimation quantitative des apports en éléments fertilisants par le réseau hydrographique superficiel des lacs d'Annecy et du Bourget (France). *La technique de l'eau et de l'assainissement*, 385 : 17-31.

BEGUINET, B. & REGNACQ, Ph., 1992.– Les rivières du bassin de l'Adour : une ressource éminemment variable. *Aquadour,* 5 : 2.

BERTHOIS, L., 1956.– Variation du débit solide en suspension pendant les crues de la Loire. *Bull. Soc. Geol. France, Académie des Sciences,* 5 : 536-537.

BIROT, F., 1952.– Sur les mécanismes des transports solides dans les cours d'eau. *Revue de Géomorphologie Dynamique*, 3 : 105-141.

BRINSON, M, BRADSHAW, H.D, HOLMES, R. & ELKINS, M., 1980.– Litterfall, streamflow and throughfall nutrient fluxes in an alluvial swamp forest. *Ecology,* 61 : 827-835.

BRINSON, M., BRADSHAW, H.D. & HOLMES, R., 1983.– Significance of floodplain sediments in nutrient exchange between a stream and its floodplain. pp., 199-221. *In Dynamics of Lotic Ecosystems*. FONTAINE et BARTELL (eds).

BRINSON, M.M., BRADSHAW, H.D. & KANE, E.S., 1984.– Nutrient assimilative capacity of an alluvial floodplain swamp. *J. of Applied Ecology*, 21 : 1041-1056.

BRUNET, R.C., PINAY, G., GAZELLE, F. & ROQUES, L., 1994.– Role of the floodplain and riparian zone in suspended matter and nitrogen retention in the Adour River, South-west France. *Regulated Rivers : Research & management*, 8 : 55-63.

BRUNET, R.C. & GAZELLE, F., 1994.– Un compteur électronique de durée de submersion. Conception, utilité, premiers essais sur l'Adour. *La Houille Blanche* n° 1/2. Technique, industrie. Société Hydrotechnique de France, Paris.

Source : MNHN

BRUNET, R. C., 1994.– *Rôle de la zone inondable des Barthes de l'Adour dans la rétention des matières en suspension et des nutriments.* Thèse de doctorat de l'université Paul Sabatier. Toulouse, 2 vol, 93 p et 110 p.

BRUNET R.C. & GAZELLE, F., 1995.– Alternance des phénomènes d'érosion et de rétention de la matière en suspension dans la zone inondable de l'Adour au cours d'une saison hydrologique. *Acta œcologica,* 16 : 331-349.

BRUNET R.C. & ASTIN, K.B., 1996.– Variation in mineral nitrogen levels : the river Adour. *Hydrobiologia,* 335 : 159-170.

BRUNET, R.C, ASTIN, K.B., 1996.– Spatio-temporal variations in sediment nutrient levels : the river Adour (sous presse *Landscape ecology*).

CAHILL, T.H., 1974.– Evaluation of phosphorus in a watershed, *Journal of the environmental engineering division ASCE,* 100 : 439-458.

CLAUSEN, J.C. & JOHNSON, G.D., 1990.– Lake level influences on sediment and nutrient retention in a lakeside wetland. *J. Environ. Qual.,* 19 : 83-88.

CONNELL, C.H., 1972.– *Phosphates in Texas Rivers.* Department of preventative medicine and community health. Galveston, Texas.

COOKE, J.G., 1988.– Sources and sinks of nutrients in a New Zealand hill pasture catchment. II. Phosphorus. *Hydrological Processes,* 2 : 123-133.

COOPER, A.B. & COOKE, J.G., 1984.– Nitrate loss and transformation in 2 vegetated headwater streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research,* 18 : 441-450.

COOPER, A.B., 1990.– Nitrate depletion in the riparian zone and stream channel of a small headwater catchment. *Hydrobiologia,* 202 : 13-26.

CORRELL, D.L., WU TUNG, L., FRIEKLE, E.S. & NIKLAS, J., 1977.– Nutrient discharge from Rhode River watersheds and their relationship to land use patterns. *In "Watershed research in eastern North America".* Vol. I, p 413-434.

COUNILH, P., CANG, N.B., FAUGERE, C., ROMAIN, F., CANELLAS, J., CAPDEPUY, M. & DARGELOS, V., 1982.– Caractéristiques du limon de l'Adour. Application à la recherche de nouveaux gites. *Journal Français d'Hydrologie,* 37 : 35-55.

DAHM, C.N., TROTTER, E.H. & SEDELL, J.R., 1987.– Role of anaerobic zones and processes in stream ecosystem productivity. *In Chemical Quality of water and the Hydrologie cycle.* 10 : 157-178.

DORIOZ, J.M, PILLEBOUE, E. & FERHI, A., 1989.– Dynamique du phosphore dans les bassins versants : Importance des phénomènes de rétention dans les sédiments. *Wat. Res.*, 23 : 147-158.

ETCHEBER, H., 1986.– Biogéochimie de la matière organique en milieu estuarien : comportement, bilan, propriétés. Cas de la Gironde. *Mémoires de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine*, 19 : 379 p.

FOSTER, I.D.L., 1980.– Chemical yields in runoff and denudation in a small arable catchement, East Devon, England. *J. of Hydrol.,* 47 : 349-368.

FOSTER, N.W., NICOLSON, J.A. & HAZLETT, P.W., 1989.– Temporal variation in nitrate and nutrient. Cations in drainage waters from a deciduous forest. *J. Environ. Qual.*, 18 : 238-244.

FROELICH, P.N., 1988.– Kinetic control of dissolved phosphate in natural rivers and estuaries. A primer on the phosphate buffer mechanism. *Limnology and Oceanography*, 33 : 649-668.

GLANDON, R.P., PAYNE, F.C., NABB, M.C. & BATTERSON, T.R., 1981.– A comparison of rain-related phosphorus and nitrogen loading from urban, wetland, and agricultural sources. *Water research*, 15 : 881-887.

GLOVER, B.J. & JOHNSON, P., 1974.– Variations in the natural chemical concentrations of river water during flood flows, and the lag effect. *Journal of Hydrology,* 22 : 303-316.

GOLTERMAN, H.L., CLYMO, R.S. & OMNSTAD, M.A.M., 1978.– *Methods for physical and chemical analysis of fresh waters.* IBP Handbook n° 8. Blackwell Scientific Publications. Oxford, 214p.

GREGORY, S.V., SWANSON, F.J., MCKEE, W.A. & CUMMINS, K.W., 1991.– An ecosystem perspective or fiparian zones. *Bioscience,* 41 : 540-551.

HARMS, L.L., ASCE, M., VIDAL, P.H. & MCDERMÖTT, T.E., 1978.– Phosphorus interactions with stream-bed sediments. *Journal of the Environmental Engineering division* : 271-288.

HILL, A.R. & WYLIE, N., 1977.– The influence of nitrogen fertilizers on stream nitrate concentrations near alliston, Ontario, Canada. *Prog. Wat. Tech.*, 8 : 91-100.

HILL, A.R., 1986.– Stream nitrate-N loads in relation to variations in annual and seasonal runoff regimes. *Water Resources Bulletin*, 22 : 829-839.

HILL, A.R., 1990.– Ground water flow paths in relation to nitrogen chemistry in near stream zone. *Hydrobiologia,* 206 : 39-52.

HYNES, H.B.N., 1975.– Edgardo Baldi Memorial Lecture. The stream and its valley. Verh. Internat. Verein. *Limnol.,* 19 : 1-15.

JANSSON, B, 1989.– Les régimes des rivières et leurs transports en suspension sous les différents climats. *Bulletin de la Société Géographique de Liège*, 25 : 7-26.

JOHNSON, A.H., BOULDIN, D.R., GOYETTE, E.A. & HEDGES A.M., 1976.– Phosphorus by stream transport from a rural watershed: quantities, processus and sources. *J. Env. Quality*, 5 : 148-157.

KAMP-NIELSEN, L., 1977.– *Modelling the temporal variation in sedimentary phosphorus fractions.* Proc. internat. sym. Amsterdam., 1976 Interactions between sediments and freshwater 277-285. The Hague.

KEENEY, D.R. & NELSON, D.W., 1982.– Nitrogen. Inorganics forms. *In " Methods of soil analysis"*, Part 2, Chemical and microbiological Properties. Agronomy n° 9. 2nd ed. A.S.A. p 643-698.

KEUP, L.E., 1968.– Phosphorus in flowing waters. *Water Research,* 2 : 373-386.

LAMALLE, C., PETIT, F., KOCH, G., HURTGEN, C. & PISSART, A., 1989.– Les transports en suspension et en solution dans la Burdinale, affluent principal de la Memaigne. *Bulletin de la Société Géographique de Liège,* 25 : 39-51.

LIKENS, C.E. & BORMANN, F.H., 1974.– Linkages between terrestrial and aquatic ecosystems. *Bioscience,* 24 : 447-456.

LOWRANCE, R., TODD, R. & ASMUSSEN, L., 1984.– Nutrient cycling in an agricultural watershed. II. Streamflow and artificial drainage. *J. Environ. Qual.,* 13 (1).

LOWRANCE, R. & LEONARD, R.A., 1988.– Streamflow nutrient dynamics on coastal plain watersheds. *J. Environ. Qual.,* 17 : 734-740.

MAYER, L. & GLOSS, S., 1980.– Buffering of silica and phosphate in a turbid river. *Limnol Oceanogr.,* 25 : 12-22.

MEYBECK, M., 1979.– Concentrations des eaux fluviales en éléments majeurs et apports en solution aux océans. *Rev. Geol. Dyn. et geogr. Phys.*, 21 : 215-246.

MEYBECK, M., 1982.– Carbon, nitrogen, and phosphorus transport by world rivers. *American Journal of Science*, 282 : 401-450.

MEYER, J.-L. & LIKENS, G.E., 1979.– Transport and transformation of phosphorus in a forest stream ecosystem. *Ecology,* 60 : 1255-1269.

O.N.F., 1981.– *Schéma directeur d'aménagement des forêts communales de chêne pédonculé dans les vallées de l'Adour et de ses affluents (Département des Landes).* 49 p + annexes.

Source : MNHN

OSBORNE, L.L. & KOVACIC, D.A., 1991.– *Riparian vegetated buffer strips in stream restoration and management.* International Workshop on Lowland Stream Restoration, Lund, Sweden, 28 p.

OUDIN, L.C., 1990.– Quelles méthodes de lutte contre l'eutrophisation en rivière ? *Adour-Garonne*, 45 : 41-44.

PARDÉ, M., 1955.– *Fleuves et rivières* (Paris Arm. Colin, n° 155)., 224 p

PETERSON, D.L. & ROLFE G.L., 1985.– Temporal variation in nutrient status of a floodplain forest soil. *Forest ecology and management,* 12 : 73-82.

PILLEBOUE, E. & DORIOZ, J.M. 1986.– Mass- balance and transfer mechanisms of phosphorus in a rural watershed of Lac Leman, France. *In Sediment and water Interactions* (Ed. par SLY P. G.), pp 91-102. Proccdings of 3rd Sediment/Freshwater Symposium, Springer, New York.

PINAY, G., DÉCAMPS, H., CHAUVET, E. & FUSTEC, E., 1990.– Functions of ecotones in fluvial systems. in "The Ecology and Management of Aquatic Terrestrial Ecotones. R.J. NAIMAN and H. DÉCAMPS (Eds). Parthenon Press Publ : 141-166.

POMEROY, L.R, SMITH, E.E, & GRANT, C.M., 1965.– The exchange of phosphate between estuarine water and sediments. *Limnol. Oceanogr.* 10 : 167-172.

PONNAMPERUMA, F.N., 1972.– The chemistry of submerged soils. *Adv. Agron.*, 25-96.

PROBST, J.-L. & BAZERBACHI, A., 1986.– Transports en solution et en suspension par la Garonne supérieure. *Sci. Geol. Bull.,* 39 : 79-98.

REGNACQ, Ph., 1991.– La pollution par les nitrates dans le bassin de l'Adour. *Aquadour* n° 2, Bulletin d'Information sur l'eau dans le Bassin de l'Adour : 1 p.

ROCHE, M., 1963.– *Hydrologie de surface.* Orstom-Gauthiers-Villars, Paris.

SCHÉMA DIRECTEUR D'AMÉNAGEMENT ET DE GESTION DES EAUX. Sdage Adour-Garonne 1996.

SCHUMAN, G.E., SPOMER, R.G. & PIEST, R.F., 1973.– Phosphorus losses from four agricultural watersheds in the Missouri valley. *Soil Science Society of America Proceedings,* 37 : 424-427.

SHARPLEY, A.N. & SYERS, J.K., 1976.– Phosphorus transport in surface runoff as influenced by fertiliser and grazing cattle. *New Zealand Journal of Science*, 19 : 227-246.

SHARPLEY, A.N., SYERS, J.K., & O'CONNOR, P.W., 1976.– Phosphorus inputs into a stream draining an agricultural watershed. I : sampling. *Water Air Soil Poll.*, 6 : 39-52.

SHARPLEY, A.N., & SYERS, J.K., 1979.– Phosphorus into a stream draining an agricultural watershed. II : Amounts contribued and relative signifiance of runoff types. Water. *Air Soil Poll.*, 11 : 417-428.

STRAHLER, A.N., 1957.– Quantitative analysis of watershed geomorphology. Transactions. *American geophysical Union*, 38 : 913-920.

SWANSON, F.J., GREGORY, S.V., SEDELL, J.R. & CAMPBELL, C.A., 1982.– Land-water interactions : the riparian zone. pp. 267-291. *In "Analysis of coniferous forest ecosystems in the Western United States"*. R.L. Edmonds (Ed.) Hutchinson. Ross. Publ.

TECHNICON, 1976.– *Technicon instrument system. Technicon methods guide*. Technicon. Tarrytown. New-York USA.

VROLIX, M. & PISSART, A., 1989.– Étude des variations de la charge en suspension de la Meuse entre Hastière et Lixhe. *Bulletin de la Société géographique de Liège,* 25 : 27-38.

WALLING, D.E. & FOSTER, I.D.L., 1975.– Variations in the natural chemical concentration of river water during flood flows, and the lag effect : some further comments. *Journal of Hydrology,* 26 : 237-244.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The mounting anthropogenic pressure on fluvial corridors has caused a number of perturbations of the natural processes in these habitats, in particular a degradation of water quality. Alluvial valleys receive the nitrogenous and phosphatized elements produced in particular by intensive agricutural practices. The River Adour, in South-Western France, is currently affected by water quality degradation. Our objective was to describe the variability of the concentrations of different dissolved and particulate elements over time, in relation to physical parameters of the water and to the water flow rates. This study was undertaken during a hydrological year in the lower Adour, between the towns of Pontonx and Dax. In this area, flow rates during the summer low water level periods are approximately 15 m^3/s, whereas decennial flood flow rates can reach over 700 m^3/s. On average, two major flood events over 450-500 m^3/s take place every year. The longitudinal slope is very gentle, at 4.2 m over 25 km of meanders (0.17‰). The plains of the lower Adour, the "barthes", are similarly weakly inclined, both longitudinally and transversally. Between Pontonx and Dax, these plains occupy about 1,900 ha and are frequently flooded by the Adour and its tributaries. The forests encountered in these areas are well adapted to these particular conditions: the Pedonculate Oak (more rarely the Pyrenean oak) is the most common species, which confirms the Atlantic affinities of its implantation.

Water quality was surveyed twice a month during the entire hydrological year from June 1991 to June 1992. In addition, water samples were collected hourly or daily during two flood events which were more closely studied. A total of 296 twice-monthly samples and 170 flood event samples were collected, on two sites. Among the physical factors, we measured pH, conductivity and oxidation-reduction potential. Total suspended matter (M.E.S.T.) was assessed by filtration of one liter of water on a GFC filter and drying at 100°C for 24 hours. Concentrations in chemical elements were evaluated after filtration. Nitrates were reduced to nitrites in a copper cadmium column, and the nitrites were measured using the modified colorimetric method of Griess-Ilosvay.

Ammonium was determined using the indophenol colorimetric method. After alcalinization at pH_{13}, ammoniac reacts with hypochlorite, and monochloramine is obtained. Monochloramine forms blue indophenol through a two-step reaction catalysed by thymol.

Orthophosphates were measured in solution with sulfuric acid, both ions reacting with molybdate ions to produce phosphomolybdic acid. This acid is then reduced by ascorbic acid to phosphomolybdenum blue, itself assessed by photometry.

Concentrations in nitric nitrogen were very low in summer (3 mg/l) but nonetheless reached 10 mg/l during the June high waters. This confirms the relationship between concentrations and water flow rates, as well as the relationship between concentrations and time of the year. The mobilization of the nitrogen was faster in June 1992 than in November 1991. Concentrations in nitric nitrogen rose progressively from 6.5 to 8.5 mg/l in four days during the November 1991 flood, but much faster, from 6 to 9 mg/l in four hours, during the June flood event. Fertilization of maize fields and mineralization of the organic nitrogen of the riparian vegetation (gallery forests) were probably partly responsible for these high concentration values.

The behaviour of the ammoniacal nitrogen appeared to differ between the two flood events. Maximum levels reached about

Source : MNHN

0.30 mg/l in Pontonx and only about 0.15 mg/l in Dax during the winter flood. During the summer flood, a dilution effect was noted as concentration values fell at about 1-1.5 mg/l. Values subsequently rose after the waters receded. For weak flow rates, dilution effects were noted both in Pontonx and in Dax. Nitrogen thus appeared to be transterred by leaching and hypodermic flow.

Recorded concentrations of dissolved phosphorus varied very much from one season to the next and peaked during high waters. Dissolution of phosphorus took place more easily in winter. Phosphorus desorption was maximal for flow rates of 300 m^3/s in Pontonx (8 mg/l) and of 430 m^3/s in Dax (7.5 mg/l). Concentrations in dissolved phosphorus were thus very different between the two flood events: values were 2.62 mg/l in Pontonx and 2.80 mg/l in Dax, on average, during the winter high waters, but only reached 0.64 mg/l and 0.36 mg/l respectively in June, at equivalent flow rates. The dissolution of the phosphorus was particularly marked during the November flood. These high values occurred as suspended matter (M.E.S.) also peaked, which suggests that a large proportion of the dissolved phosphorus derived from the particulate phosphorus associated to sediments. The renewed increase of the water flow during the autumn flood allowed the re-mobilization of the $P\text{-}PO_4$ phosphorus which had accumulated in the river sediments during several months of low water levels. Thus, it is during periods of water subsidence that phosphorus is stored in the sediments. During these periods, $P\text{-}PO_4$ phosphorus levels in the water remain low.

The leaching of the river banks, caused by the high rainfall which occurred during the November flood event, probably allowed the mobilization of the phosphorus stored there. In the lower Adour, high orthophosphates levels coincided with high rainfall. In this area, the configuration of the river banks is likely to entail significant surface runoff, which could explain the variations observed. Many authors have investigated the loss of phosphorus by surface runoff in catchment areas. Phosphorus is exported via mechanical erosion to the river, where it associates with suspended particles. Dissolved and particulate phosphorus then tend towards a state of equilibrium.

The temporary modifications of the oxidation-reduction potential which took place at high waters seemed to induce a desorption of the phosphorus associated to fine sediments, creating a transitory hydromorphic state. The augmentation of the soluble phosphorus is thus correlated with the decrease of the Eh. Analyses of sediment samples yielded high values of particulate phosphorus (0.65 mg/g).

Concentrations in suspended matter also varied in relation to water flow rates and time of year. Particle transport was low in the beginning of the year, and rose as the summer period approached. Minimum M.E.S. levels occurred in autumn and early winter (11 mg/l), while maximum values reached 40-60 mg/l in late winter and spring. A correlation can be drawn between the flow rates of solid and liquid matter. For similar water flow rates at different periods of the year, concentration levels were higher in spring and summer (80 mg/l) than in winter (20 mg/l). During flood events, concentration peaks preceded or followed the hydrogram maximum, depending on the mineral elements in solution or in suspension. It can be noted that conductivity rose with water flow, up to rates of 50 m^3/s. During the autumn floods, it then decreased as the waters rose to reach their highest mark, before increasing again. During the spring floods, the rise in conductivity was only very slight. This tends to show that the leaching of the river banks during rainfall floods provoked a dilution of the mineral matter. The surface runoff made possible the transfer of the phosphorus associated to the M.E.S. Oxidation-reduction potentials tended to fall at low water flow rates, to rates of ca. 70 m^3/s. During flood events, flow rates and redox potential both increased in a similar manner. When waters receded, values returned to their average of 110-130 mV.

The evolution of these different parameters on two sites of a hydrographic network has showed that rivers are not mere linear entities, but dynamic systems in constant interaction with their entire catchment area. In the course of this study on a hydrological cycle, the major role of the riparian vegetation (gallery forests) in the retention of M.E.S. during flood events has been highlighted. Floodplains are essential to the natural processes of aquatic systems. We had already noticed beforehand that concentrations in nitrogen or organic carbon associated to sediments varied a great deal within a single floodplain unit.

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (2) 1997 : 149-165

LA RECONSTITUTION VÉGÉTALE APRÈS L'AGRICULTURE ITINÉRANTE À ANDASIBE-PÉRINET (MADAGASCAR)*

M. RASOLOFOHARINORO, Marie-France BELLAN & François BLASCO

Laboratoire d'Écologie Terrestre, CNRS, Université Paul Sabatier,
BP 4403, 31405 Toulouse CEDEX 04.

SUMMARY
(original scientific paper)

RECONSTITUTION OF THE VEGETATION AFTER SHIFTING AGRICULTURE IN ANDASIBE-PÉRINET (MADAGASCAR)

Ecological and floristic prospections were carried out on more or less ancient fallows following slash-and-burn practices (tavy), in a Malagasy forest region at medium elevation. This enabled to highlight some aspectsof the vegetation dynamics. Depending on the age and the past history of the plots, the evolutionary stages display a progression or, more often, a retreat of the forest. The examination of the facies allows the identification of the stages of evolution. Moreover, many plants useful to the local population thrive in fallow plots. Such information must help the PCDI Officers to better manage the forest within a development-conservation objective.

KEY WORDS : Shifting agriculture - Fallow dynamics - Useful plants - Madagascar - Périnet.

RÉSUMÉ
(travail original)

Les prospections écologiques et floristiques sur des jachères d'âges différents dans les périmètres affectés au défrichement-brûlis ou tavy, dans une région forestière malgache de moyenne altitude, ont permis de dégager des aspects de la dynamique végétale. Selon les âges et l'histoire des parcelles, les stades d'évolution manifestent une progression ou, plus souvent, un recul de la forêt. L'analyse des faciès permet de connaître le stade d'évolution. D'autre part, de nombreuses plantes utiles aux populations locales prolifèrent dans les jachères. Ces connaissances doivent aider les responsables du PCDI (Programme de Conservation-Développement Intégré) à mieux gérer la forêt dans une optique de développement-conservation.

MOTS CLÉS : Agriculture itinérante - Dynamique de jachères - Plantes utiles - Madagascar - Périnet.

INTRODUCTION

La situation de la déforestation à Madagascar est l'une des plus alarmantes dans le monde tropical. La forêt, qui couvrait entièrement l'île, sauf le Sud-Ouest, les dômes rocheux et les hautes montagnes (HUMBERT, 1927), voit sa superficie se réduire de 200 000 ha en moyenne par an (IUCN, 1988), voire de 300 000 ha ces deux dernières décennies (LANGRAND & WILMÉ, 1995). La pression agro-démographique, aggravée par l'archaïsme des techniques culturales et pastorales, s'exerce sur les forêts, considérées comme des espaces ouverts, riches et disponibles (CLÉMENT, 1991). La proximité de centres urbains constitue un facteur incitatif, par l'accroissement des besoins répercutés sur l'arrière-pays. C'est le cas d'Andasibe-Périnet, situé à mi chemin entre la capitale malgache, Antananarivo, et le premier port national, Toamasina, (FIG. 1). Sa forêt, couvrant encore toute la région il y a moins d'un siècle (LOUVEL, 1909), est fortement dégradée par de multiples agressions, notamment par l'agriculture itinérante ou *tavy*, l'exploitation du bois, des mines et le tourisme. Elle a de plus en plus de difficultés à se reconstituer et son recul semble inévitable, malgré la croyance locale selon laquelle les ressources forestières sont inépuisables. Or cette forêt

* Manuscrit reçu le 11 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 21 avril 1997.

Source : MNHN

est non seulement le principal atout de la région, mais aussi l'un des sanctuaires de la nature de l'île grâce à ses richesses floristiques et faunistiques (RASOLOFOHARINORO, 1988; NICOLL ET LANGRAND, 1989). La menace pesant sur cette biodiversité justifie la création dans cette forêt de deux Aires Protégées sur environ 10 810 ha (Parc National de Mantady et Réserve Spéciale pour Indri, l'un des plus grands lémuriens endémiques de l'île).

PROBLÉMATIQUE

Les forêts, en particulier celles des montagnes tropicales, sont des écosystèmes fragiles, pouvant être incapables de se régénérer après destruction (BLASCO, 1991). Or l'objectif de conservation intégrale de toutes les forêts est illusoire, en raison de la pression des besoins immédiats des populations riveraines. Les participants au 10e Congrès Forestier Mondial (Paris, 1991) ont convenu, dans les objectifs d'aménagement, de concilier autant que possible la production, le maintien du capital et la conservation de la biodiversité, en accord avec ces populations. Dans le cas de Madagascar, dans le cadre de la Charte de l'Environnement Malgache, des Programmes de Conservation-Développement Intégré (PCDI) concernent diverses Aires Protégées, dont celles de Périnet, depuis 1994. Le manque de données sur les stades d'évolution de la végétation en relation avec les pratiques culturales retarde les décisions sur le choix à prendre en matière d'alternative à la déforestation. En effet, l'agroforesterie est considérée comme l'une des solutions techniques appropriées à un aménagement durable des terres agricoles (OWINO, 1991).

L'objet de cette étude est 1) de présenter les différents aspects de la dynamique végétale après l'agriculture itinérante, 2) de mettre l'accent sur l'utilisation locale des plantes de jachères qui pourraient intéresser l'agroforesterie.

TRAVAUX ANTÉRIEURS

La déforestation, notamment par l'agriculture itinérante, a intéressé beaucoup d'auteurs, notamment en Afrique tropicale (BUTTOUD, 1989 ; CAILLIEZ, 1991 ; FLORET *et al.*, 1993 ; ROUSSEL, 1994). Des cas précis concernant de plus près la reconstitution végétale sont analysés à l'Île Maurice (PARNELL *et al.*, 1989), au Nigeria (ADEJIWON, 1971), en Guyane (SARRAILH, 1991), en Côte d'Ivoire (MITJA ET PUIG, 1993), au Sénégal (SAMBOU *et al.*, 1994) et au Togo (GUELLY, 1994). Mais sur Madagascar, peu d'ouvrages sont publiés sur la forêt humide et tous sont relativement anciens (PERRIER DE LA BATHIE, 1921 ; HUMBERT, 1927 ; CAPURON, 1961 ; GUILLAUMET ET KOECHLIN, 1971 ; CORNET ET GUILLAUMET, 1976). Seuls, certains aspects de l'agriculture itinérante ont été étudiés, tels les sols (RIQUIER, 1953) et les problèmes généraux (KIENER, 1963 ; RATOVOSON, 1979). SABOUREAU (1960) a mentionné la possibilité de reconstitution naturelle de la forêt ombrophile de l'Est malgache, mais aucune étude précise n'a été publiée depuis.

ZONE D'ÉTUDE

La région de Périnet est située dans le domaine bioclimatique du Centre-Est malgache, caractérisé par une forêt tropicale ombrophile de moyenne altitude, à *Weinmannia* et *Tambourissa* (HUMBERT & COURS DARNE, 1965) à *Ravensara* et *Weinmannia* (RASOLOFOHARINORO, 1996), ou zone éco-floristique de moyenne altitude (FARAMALALA, 1988), sous climat humide à subhumide (DONQUE, 1975), où aucun mois n'est physiologiquement sec (CARTE. 1). Elle a été choisie car, peuplée récemment par une population à vocation essentiellement forestière, elle est soumise à une pression anthropique grandissante. En effet, sa forêt, occupant toute la circonscription au début du siècle (LOUVEL, 1909), n'en couvre que 77 % de la superficie en 1986 (RASOLOFOHARINORO, 1988) et actuellement 54 % (RASOLOFOHARINORO, 1996), généralement sur des reliefs très accidentés, recouverts de sols ferrallitiques pauvres en éléments nutritifs. Depuis son peuplement, remontant à la construction de la voie ferroviaire reliant la capitale au port national de Toamasina (1911), la forêt a subi diverses agressions : coupes à blanc pour l'extraction du graphite (FIG. 1), exploitation de bois d'œuvre et de plantes médicinales, aménagements touristiques. Cela s'est accompagné de la conversion de maints espaces forestiers en champs de cultures itinérantes. Bien qu'adaptée au milieu naturel (topographie tourmentée, peu de surfaces aménageables, climat pluvieux, couverture forestière importante, sols forestiers) et humain (faiblesse technologique, poids des traditions, déficience des infrastructures socio-économiques), l'agriculture itinérante sur brûlis est un système de plus en plus dommageable à la forêt, mais perpétué, étant donné la pression démographique (20,6hb/km^2, essentiellement immigrants temporaires), faute de solutions adéquates et acceptées par la population.

Les surfaces affectées s'étendent d'année en année, touchant aussi bien les forêts primaires que les formations secondaires, malgré la réduction du temps de jachère (de 10-15 ans à 3-5 ans, parfois moins), et malgré la décision gouvernementale de suspendre l'octroi de périmètres de défrichement depuis 1982. Sur une surface totale de la région de 36600 ha, elles occupent 2000 ha environ en 1966 et 3300 ha en 1986, soit une extension de 65 ha/an en moyenne. Pendant la dernière décennie, cette extension a été quadruplée, car 5800 ha sont affectés à l'agriculture. Si, généralement, on donne un siècle aux forêts tropicales avant de disparaître complètement (FAO, cité par CLÉMENT,

Source : MNHN

Marais de TOROTOROFOTSY ⑧
Lot forestier de CIBA (9110 ha)
Parc National de MANTADIA (10 000 ha)
Menalamba
Firikana
Analakely
Propriété minière d'IZOUARD
Falierana
Sahamalotra
Reboisement d'Eucalyptus de LOUYS (604 ha)
Sahatandra
Reboisement d'Eucalyptus de LA GRANDE ILE (92 ha)
Andasifahaelatra
ANDASIBE ①
Réserve Spéciale pour INDRI (810 ha)
FIR. AMBATOVOLA
TCE
Analamazaotra
Sahatandra
Anevoka
RN2
Anevoka
Mazavasoa ② ③ ④ ⑤
Besarety
TCE
Amparafara
RN2
Ambavaniasy
Belendemy
Analamazaotra
IR. AMPASIPOTSY
⑥ ⑨ Ampangalantsary ⑩
⑦ Tsaratampona
Madiorano
0 1 2 3 4 5 km

RN2 Route Nationale n° 2
Route secondaire
Voie ferrée
Rivière
ANDASIBE
Limite de la zone d'étude
Mine de graphite
FIR. AMPASIPOTSY Circonscription voisine
① Relevé

Fig. 1.– Localisation de la zone d'étude et des relevés.
Location of the study area and of the "relevés".

Carte I.– Divisions phytogéographiques (Faramalala, 1988).
Phytogeographic divisions.

Source : MNHN

1991), la forêt malgache, en particulier celle de l'Est (y compris Périnet), risque de s'éteindre dans les deux futures générations au rythme actuel de son exploitation et de l'accroissement démographique (de l'ordre de 3,1 %/an).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prospections sur le terrain ont été préparées grâce à une étude préliminaire par télédétection. En comparant les cartes topographiques de 1961, les photos aériennes panchromatiques de 1966 et de 1986, et les images satellites Landsat MSS de 1972 et Landsat TM de 1993, on a défini, délimité et classé les parcelles de prospection selon le type d'évolution observé : dans un premier temps, des types physionomiques ont été identifiés ainsi par télédétection, puis l'enquête sur le terrain a permis de désigner les parcelles à prospecter en fonction de leur histoire (système de culture, nombre de cycles culturaux, durée de jachère). Il s'agit ainsi d'une étude synchronique, c'est-à-dire d'une analyse des jachères d'âges différents, qui permet de comprendre la dynamique de la reconstitution végétale sur une durée d'investigation limitée dans le temps (MITJA & PUIG, 1993), et de procéder à une classification chronologique des relevés (LEPART & ESCARRE, 1983). Toutefois il convient de mentionner ici que certaines parcelles d'âge douteux n'ont pas été retenues dans l'analyse.

Les prospections utilisent la méthode phytosociologique de l'école zuricho-montpelliéraine de BRAUN-BLANQUET (LACOSTE ET SALANON, 1969) : les relevés sont faits sur une superficie de 200 m2, dans des quadrats de 10 m de côté pour les formations homogènes ou sur des transects de 10 m de large pour les formations hétérogènes (le long des versants, sur les terrasses...). Ces prospections concernent les aspects écologiques stationnels (notamment topographie et sols), floristiques (composition, structure) et socio-économiques (histoire des parcelles et ethno-botanique). Des vérifications ont été faites en 1995 (en saison sèche en saison humide) pour réajuster les résultats. La liste donnée en annexe est celle des espèces à haute fidélité (taux de fréquence ≥ 3 selon cette école) dans les strates mentionnées et comporte de ce fait des espèces parfois communes à la forêt.

TABLEAU I.– Relevés de prospections à Périnet. *Prospection sites at Périnet.*

Relevés	Types de formation (âge)	Topographie Altitude Pente	Espèces caractéristiques	Richesse floristique (familles, genres, espèces)	Densité (plantes /m²)
1	forêt dense ombrophile	versant à 1075 m 35-40°	*Weinmannia sp.* *Tambourissa sp.*	93 - 206 - 388	2,2 arbres 1,3 arbres
2	"savoka matoy" de 48 ans	sommet de versant à 930 m 2°7	*W. hildebrandtii* *T. trichophylla* *Macaranga alnifolia*	47 - 71 - 84	4 ligneux
3	"savoka mody" de 22 ans	sommet de versant à 930 m 2°7	*Macaranga alnifolia* *Gaertnera macrostipulata* *Brachylaena ramiflora*	34 - 52 - 60	5,2 plantes
4	jachère de 10 ans	sommet de versant à 930 m 2°7	*Harungana et* *Ravenala madagascariensis* *Spermacoce scandens*	28 - 47 - 50	
5	jachère de 6 ans	sommet de versant à 930 m 1°	*Pteridium aquilinum* *Elephantopus scaber* *Clidemia hirta*	25 - 36 - 40	1,5 plantes
6	jachère de 3 ans	versant à 950 m 24°	*Harungana madagascariensis* *Trema orientalis*	25 - 39 - 39	31 plantes
7	jachère de 1 an	versant à 950 m 21°6	*Psiadia altissima* *Emilia citrina*	13 - 25 - 26	18 plantes
8	brousse éricoïde	versant à 930 m 29°1	*Helichrysum sp.* *Philippia floribunda.*	8 - 9 - 16	8 plantes
9	pseudo-steppe	sommet de versant à 950 m - 2°	*Imperata cylindrica* *Loudetia stipoides*	3 - 3 - 3 -	225 plantes
10	lisière forêt-cultures	mi- versant à 950 m - 24°	*Ravenala madagascariensis* *Psiadia altissima*	14 - 18 - 18	10 plantes

Source : MNHN

RÉSULTATS ET DISCUSSION

DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION

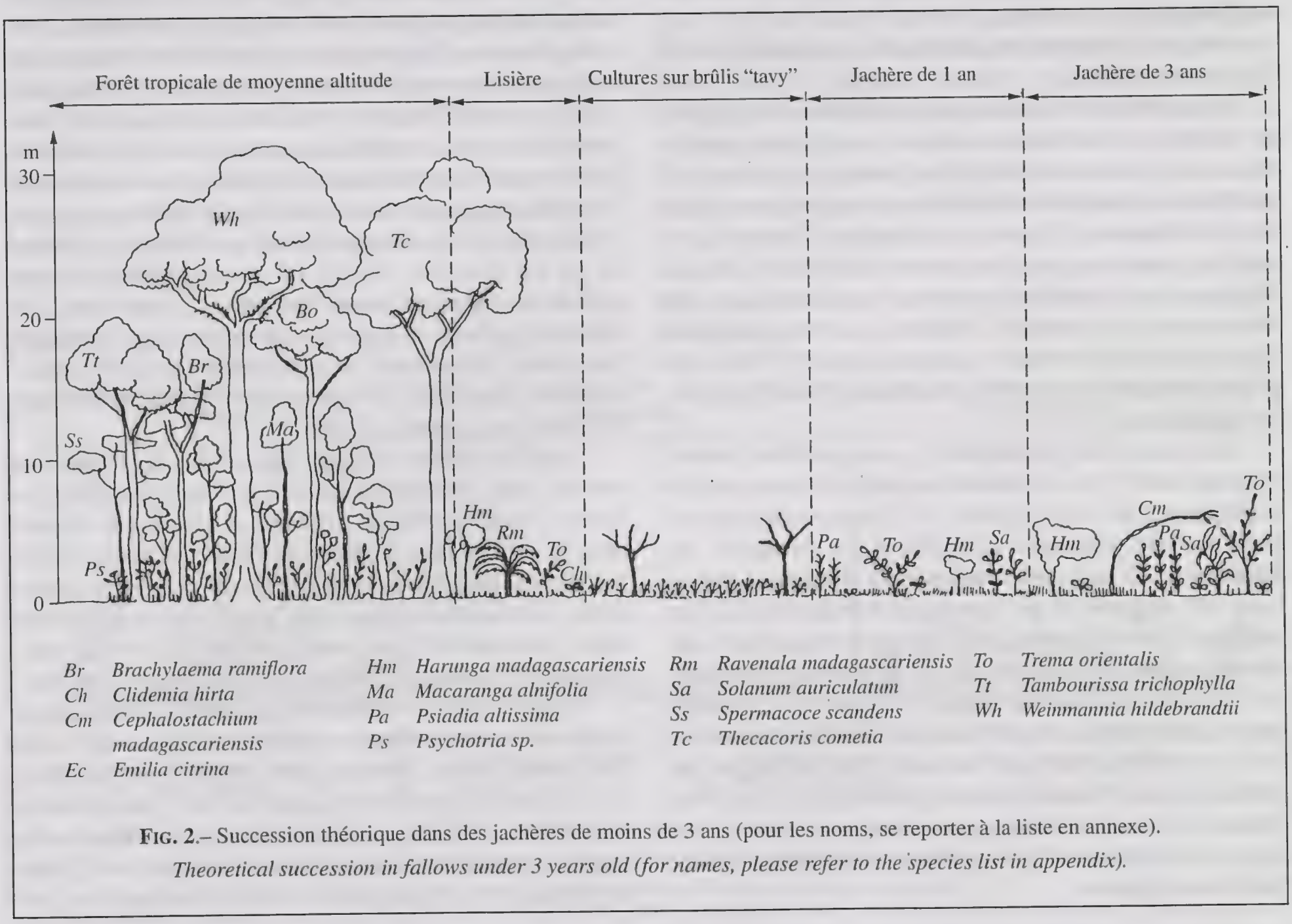
Sur 34 relevés, 9 illustrent particulièrement la dynamique végétale après défrichement-brûlis, compte tenu des ressemblances physionomiques et floristiques identifiées aux différents âges respectifs retenus : jachères de 1 an, de 3, 6, 10, 22 et 48 ans après le dernier défrichement; une lisière de forêt défrichée, et deux parcelles d'âge inconnu et qui sont couvertent respectivement par une pseudo-steppe et une brousse éricoïde. Tous ces relevés se trouvent à 925-950 m d'altitude, sur des pentes variées (*cf.* TAB. I et FIG.1). Une remarque générale peut être faite : aucun sol nu n'a été observé dans la zone d'étude, à part dans les carrières ou mines fonctionnelles. Des plantules et graminées couvrent rapidement les zones défrichées et brûlées, et forment un an après un tapis assez continu.

La lisière de forêt défrichée présente toujours des espèces cicatricielles : *Harungana madagascariensis (Guttiferae), Ravenala madagascariensis (Strelitziaceae)*, souvent introduites, telles *Clidemia hirta* (*Melastomataceae), Helichrysum sp., Psiadia altissima, Emilia citrina, (Asteraceae).*

Évolution progressive et reconstitution de la forêt

La succession végétale est fonction de l'état de la parcelle et du potentiel végétal in situ, des exigences écologiques des espèces et de leur pouvoir de dissémination. Les jachères de 1 an et de 3 ans illustrent le début de cette évolution (FIG. 2).

La prolifération d'espèces après le feu est due à la libération brusque d'éléments fertilisants, en particulier l'azote nitrique, assimilable directement par les plantes (DOMMERGUES, 1952, LEPART & ESCARRE, 1983). Mais cela est passager, car le lessivage se fait rapidement sur les pentes où se fait cette agriculture, entraînant peu à peu le durcissement superficiel du sol qui favorise les plantes à large amplitude écologique (HUMBERT, 1927). Par ailleurs, l'acidité du sol augmente avec la destruction forestière : le pH de l'horizon superficiel passe de 6.00 sous forêt à 5.39, voire à 4.40, respectivement en jachères de 3 ans et de 1 an. DAGAR *et al.* (1995) ont observé aussi ce fait en Inde sous différentes couvertures végétales. Cette dégradation du sol favorise d'abord les espèces pyrophiles, souvent des plantes adventices et rudérales, qui découragent les paysans, obligés d'abandonner les terres. Les *Asteraceae* abondent, probablement grâce à la proximité de portegraines et par la facilité de leur dissémination, par anémo-

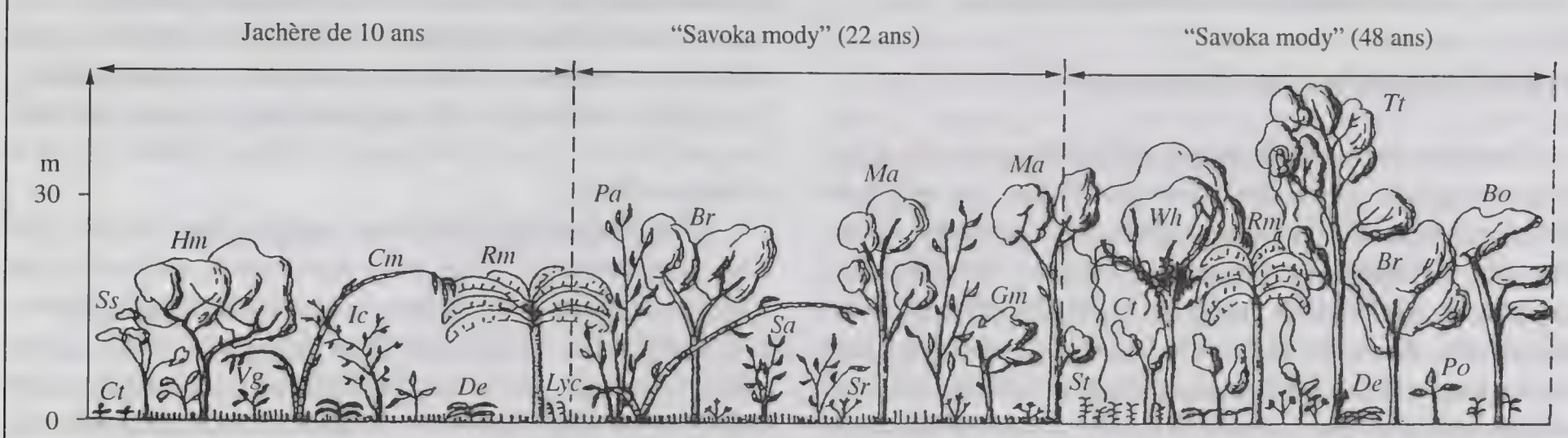


Br	*Brachylaema ramiflora*	*Hm*	*Harunga madagascariensis*	*Rm*	*Ravenala madagascariensis*	*To*	*Trema orientalis*
Ch	*Clidemia hirta*	*Ma*	*Macaranga alnifolia*	*Sa*	*Solanum auriculatum*	*Tt*	*Tambourissa trichophylla*
Cm	*Cephalostachium madagascariensis*	*Pa*	*Psiadia altissima*	*Ss*	*Spermacoce scandens*	*Wh*	*Weinmannia hildebrandtii*
Ec	*Emilia citrina*	*Ps*	*Psychotria sp.*	*Tc*	*Thecacoris cometia*		

FIG. 2.– Succession théorique dans des jachères de moins de 3 ans (pour les noms, se reporter à la liste en annexe).

Theoretical succession in fallows under 3 years old (for names, please refer to the species list in appendix).

Source : MNHN



Br *Brachylaema ramiflora*
Bo *Blotia oblongifolia*
Ct *Chassalia ternifolia*
Cm *Cephalostachium madagascariensis*
De *Dianella ensifolia*
Gm *Gaertnera macrostipulata*
Hm *Harunga madagascariensis*
Lc *Lantana camara*
Lyc *Lycopodium clavatum*
Ma *Macaranga alnifolia*
Pa *Psiadia altissima*
Ps *Psychotria sp.*
Rm *Ravenala madagascariensis*
Sa *Solanum auriculatum*
Sr *Scleria racemosa*
Ss *Spermacoce scandens*
St *Sticherus flagellaris*
Vg *Vernonia garneriana*
Wh *Weinmannia hildebrandtii*

Fig. 3.– Jachères de 10, 22 et 48 ans.
Fallows aged 10, 22 and 48 years.

chorie et/ou zoochorie. Les ligneux sont représentés par de jeunes *Harungana madagascariensis* et/ou *Trema orientalis,* notamment dans la jachère de 3 ans, avec au sol un tapis herbacé plus dense.
La suite de l'évolution est donnée par les jachères de 10, 22 et 48 ans (Fig. 3).

La jachère de 10 ans est une formation d'une dizaine de mètres de hauteur, composée en grande partie d'espèces forestières provenant souvent de rejets de souche ou de drageons. Outre *Harungana madagascariensis,* les *Rubiaceae (Spermacoce scandens, Chassalia ternifolia*) sont les plus fréquentes, puis viennent les *Cyperaceae (Cephalocarpus madagascariensis*), les *Solanaceae,* par exemple *Solanum mauritianum* et une *Strelitziaceae* (*Ravenala madagascariensis).* Des sciaphytes occupent le sous-bois, notamment *Dianella ensifolia* (*Liliaceae*).

Sans nouvelle perturbation, cette jachère devient "savoka mody", litt. qui rentre, qui revient à son point de départ, soit à la forêt. Le relevé de 22 ans en effet montre une densité ligneuse plus forte (4 pieds/m^2 de diamètre ≤ 10 cm), une hétérogénéité floristique importante (60 espèces) où les émergents dépassent 12 m. Les espèces caractéristiques sont *Gaertnera macrostipulata, Brachylaena ramiflora* et surtout *Macaranga alnifolia.* Le sous-bois est riche en *Palmae* et *Cyperaceae,* témoignant d'une ambiance plus humide. En lisière subsistent des *Pteridium aquilinum (Adiantaceae*) rabougris, de moins de 2 m, *Psiadia altissima* (*Asteraceae)* de 6 à 8 m, *Trema orientalis* et *Harungana madagascariensis.* Les types biologiques inférieurs cèdent peu à peu la place aux phanérophytes.

Cette "savoka mody" devient "savoka matoy", litt. qui atteint sa maturité, moins d'une trentaine d'années plus tard, si l'homme n'y intervient pas. Sa richesse floristique se rapproche de celle de la forêt naturelle : plus d'une centaine d'espèces mais dont 84 sont typiques de milieux découverts. Toutefois, les espèces dominantes, dont les caractéristiques, sont comme dans la forêt originelle, *Ravensara ovalifolia, (Lauraceae), Weinmannia hildebrandtii (Cunoniaceae)* et *Tambourissa trichophylla var. thouvenotii (Monimiaceae*). La stratification est plus nette, même si la strate supérieure n'atteint pas encore 20 m. Le diamètre moyen est encore faible (20 cm, contre 40 cm en moyenne en forêt). L'abondance des mousses, lichens et épiphytes témoigne de l'ambiance forestière. *Aframomum angustifolium (Zingiberaceae), Sticherus flagellaris (Gleicheniaceae)* et de nombreuses fougères constituent la lisière.

Dans les jachères les plus âgées (plus de 20 ans), les sols du type ferrallitique jaune sur rouge présentent un horizon humifère limono-argileux, de 10-20 cm d'épaisseur, de couleur brun jaunâtre (10YR4/4, Munsell, 1975), à structure polyédrique, recouverts d'une litière abondante. L'enracinement peut aller jusqu'à 60 cm de profondeur. Une nouvelle intervention ramène au niveau antérieur, avec 1 ligneux/m^2 et davantage d'espèces nouvelles.

Il est difficile de délimiter nettement les différentes étapes de la reconstitution. Toutefois, elle se fait selon trois grands stades : herbacé, puis arbustif et enfin arboré. Les espèces pionnières et cicatricielles, généralement héliophiles, poussent dru et permettent la germination des espèces sciaphiles durant leur premier cycle de vie. Celles-ci croissent et à l'âge adulte font de l'ombre aux pre-

Source : MNHN

mières. Une fois surcimées, les plantes héliophiles perdent leur vitalité et meurent. La reconstitution forestière continue par le développement des arbres et arbustes, alors qu'au fur et mesure le sous-bois s'éclaircit. Schématiquement, cela se présente ainsi :

défrichement et cultures
↓
jachère avec plantes cicatricielles et pionnières
↓
bois de rejets de souche, drageons et jeunes sujets
↓
fourré caractérisé par la compétition pour la lumière
↓
émergence d'une strate arborescente
↓
formation de la canopée et d'une ambiance forestière
↓
apparition du sous-bois
↓
établissement de la stratification

Évolution régressive et dégradation du milieu

La régression végétale est illustrée par la jachère de 6 ans après 5 défrichements-brûlis alternant avec des jachères de 3 à 5 ans (FIG. 4). Parmi les 40 espèces, dominent *Elephantopus scaber, Ageratum conyzoides*, *Clidemia hirta* et *Pteridium aquilinum*. *Imperata cylindrica* forme un tapis assez continu, facilitant la mise à feu et sa propagation. Cette formation ne dépasse pas 2 m de hauteur, et laisse voir par endroits des sols nus, secs, à faible litière.

L'incendie fréquent sur cette formation mène à la pseudo-steppe (FIG. 4), composée essentiellement d'*Imperata cylindrica,* de *Loudetia stipoides* et de *Pteridium aquilinum* rabougris, de 0,5 à 2 m, de plus en plus espacés les uns des autres. Le sol devient peu humifère, à structure compacte, extrêmement acide et parsemé de graviers.

Un autre cas de dégradation à tendance peut-être irréversible est celui de la brousse éricoïde. Cette appellation est réservée aux formations altimontaines (≥1 800 m) du Centre, par certains auteurs (PERRIER DE LA BATHIE, 1921 ; HUMBERT, 1927 ; TROCHAIN, 1980) qui utilisent le terme "savoka à *Philippia*" (*Ericaceae*) ou "fourré secondaire" pour les formations à peu près identiques dans le domaine oriental ou à moyenne altitude. Nous préférons toutefois garder cette dénomination dans notre région compte tenu des ressemblances floristiques avec celles des formations d'altitude. Ce fait relève probablement du fait que ce sont des reliques de l'époque froide (11 500 à 9 500 BP) durant laquelle la brousse éricoïde des hautes montagnes de Madagascar était descendue jusqu'à 600 m d'altitude (STRAKA, 1996). À Andasibe-Périnet, elle occupe les podzols ou sols à tendance podzolique à 930 m d'altitude, justement autour du Marais de Torotorofotsy où cet auteur a fait ses sondages jusqu'à 360 cm de profondeur pour étude sporo-pollinique. Ces sites paraissent n'avoir été jamais cultivés bien que parcourus presque régulièrement par des feux plus ou moins involontaires. Nos sondages jusqu'à 1,20 m de profondeur ne révèlent aucun débris végétal carbonisé, or il est fréquent d'en trouver dans les autres relevés parfois vers 60 cm de profondeur. Aussi le terme de "savoka à *Philippia*" nous semble-t-il non approprié. La brousse éricoïde se compose essentiellement d'espèces acidophiles, *Helichrysum bracteiferum* (*Asteraceae*) et *Erica (Philippia) floribunda* (*Ericaceae*). En bordure plus humide, prolifèrent *Lycopodium clavatum (Lycopodiaceae)*, *Aristida multicaulis* et *Loudetia stipoides* (*Poaceae*).

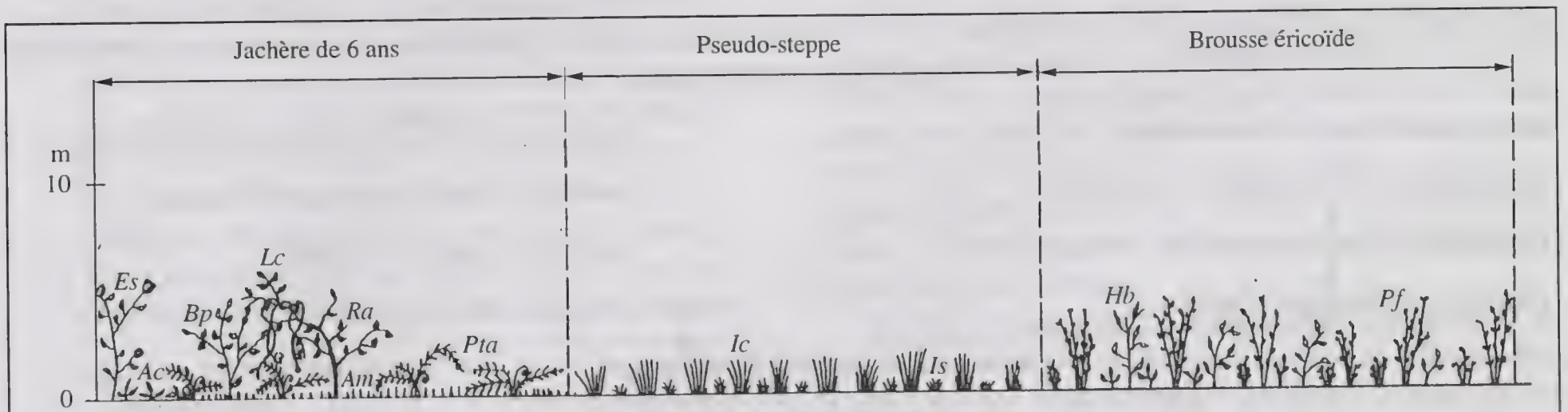


FIG. 4.– Évolution d'une jachère de 6 ans après 5 défrichements rapprochés.
Evolution of a 6 year old fallow after 5 clearances in close succession.

Source : MNHN

Il a été remarqué que plus l'incendie passe sur une formation, plus le recouvrement au sol devient fort mais jusqu'à un niveau non encore défini (LEPART & ESCARRE, 1983). Ce qui fait dire aux paysans que le feu entretient la production végétale, rendant inépuisables les ressources. L'un des impacts directs du système de culture sur la flore est pourtant sa tendance à la monospécificité, et le recouvrement estimé fort cache en fait cet appauvrissement floristique. La prédominance pendant une période assez longue du stade herbacé peut favoriser l'érosion. Sous jachères, le ruissellement et les pertes en terre sont respectivement de 156 mm/an et 6 à 9t/ha, alors qu'ils sont négligeables sous forêt (SARRAILH & RAKOTOMANANA, 1978). Le déficit hydrique y est également très accusé (84 mm) alors que les autres formations ont un excédent de 550 mm (forêt) ou 101 mm (reboisement d'Eucalyptus). Les travaux faits en Guyane française montrent une évolution assez semblable du milieu après déforestation (SARRAILH, 1991).

Dans les parcelles mises fréquemment à feu, des rigoles s'élargissant en ravines, favorables au glissement par soutirage, des alvéoles évoluant en cirques, menant au recul de versant par affaissement, affectent de plus en plus le paysage et défavorisent la reconstitution forestière. Malgré ces phénomènes d'érosion, la population perpétue le système de production, en raison du poids des traditions dans la perception du milieu et de la déficience des infrastructures socio-économiques et institutionnelles. L'agriculture traditionnelle est perçue comme un mal nécessaire, pour assurer la sécurité administrative et alimentaire, la rentabilité économique, en attendant des solutions meilleures aux yeux de la population (RASOLOFOHARINORO, 1988).

L'évolution des jachères en milieu forestier de Périnet peut être résumée par le schéma suivant, sachant que selon les agressions subies et la présence des porte-graines sur les lieux, les espèces caractéristiques des différents stades varient :

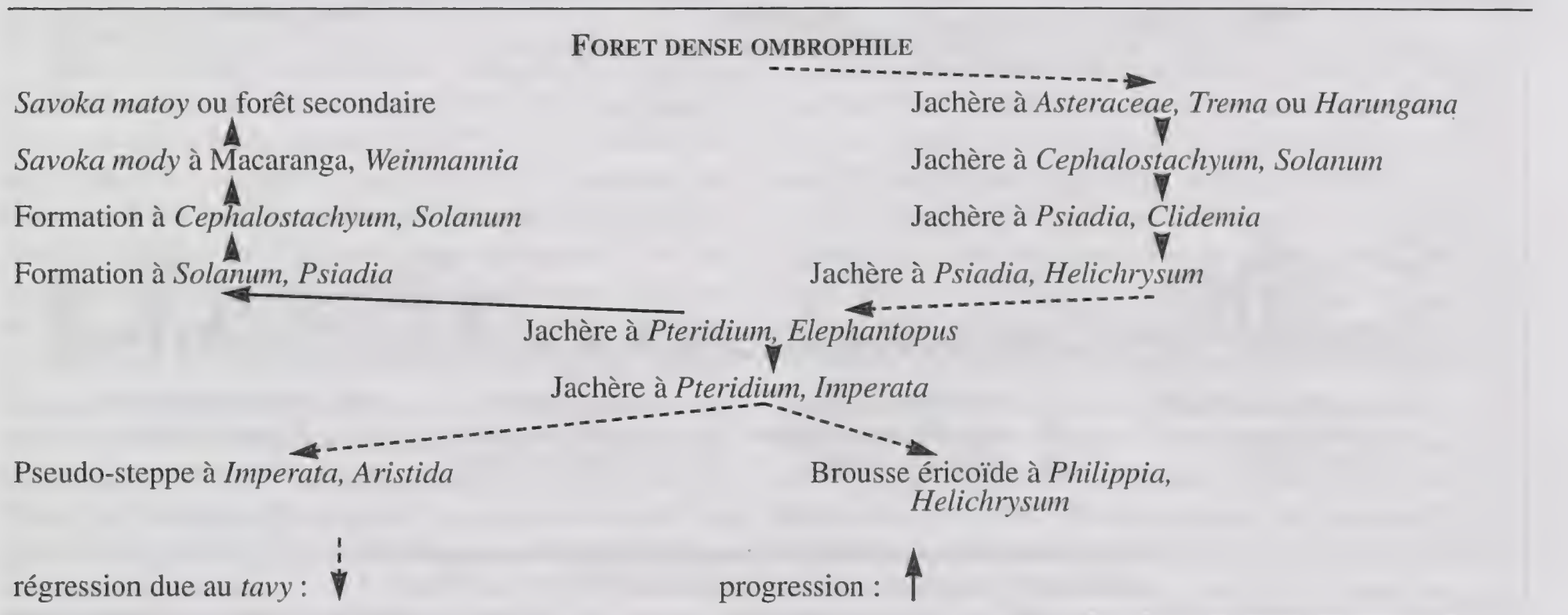
De toutes ces formations, les plus recherchées par les paysans pour la mise en culture sont les jachères à *Psiadia altissima* de 3 à 5 ans (5 à 8 m de hauteur), ou à *Solanum mauritianum,* indicatrices de sols humides et assez humifères. La présence d'espèces arborées (*Harungana madagascariensis*, *Trema orientalis*) ou autres rejets de souche ou de drageons est également un bon indice de régénération du sol; seulement cela requiert plus de travail de préparation du sol. Les parcelles les moins attractives sont celles à *Pteridium aquilinum* et/ou à *Imperata cylindrica,* indicateurs de sols décapés et indurés en surface à faible profondeur, donc nécessitant un labour plus profond. *Bidens pilosa* et *Sida rhombifolia* témoignent d'un sol lessivé.

Dans l'ensemble, quelques caractères communs se dégagent de l'appréciation de la dynamique végétale après l'agriculture itinérante :

1) la pauvreté floristique ou appauvrissement génétique, car même abandonnée pendant 48 ans, la parcelle ne présente que 47 familles, 71 genres et 84 espèces contre 93 familles, 206 genres et 388 espèces en forêt naturelle. Les stades ultimes de régression n'offrent que 3 familles, 3 genres et 3 espèces (pseudo-steppe à *Imperata*) ou 8 familles, 9 genres et 10 espèces (brousse éricoïde);

2) la part croissante de nouvelles espèces, typiques des Hautes Terres centrales (14,6 % de la flore contre 5,5 % dans la forêt originelle) ou introduites (29,5 % contre 9,4 %), grâce à l'anémochorie et à la zoochorie;

3) l'importance accrue des types biologiques inférieurs (44 % à 71 % d'hémicryptophytes, thérophytes et géophytes dans les jachères d'un an et de 3 ans) dans les premiers stades, au détriment des phanérophytes : ceux-ci représentent 20 %



Source : MNHN

seulement en moyenne contre 85 % en forêt). Même après abandon du terrain pendant près d'un demi-siècle, les phanérophytes atteignent rarement les 75 % du spectre biologique (jachère de 48 ans).

4) la biomasse sèche dépasse rarement 6t/ha, à peine la moitié de celle de la forêt, du moins pendant la première décennie ;

5) l'importance relative de la densité des plantes immédiatement utiles pour les paysans, expliquant en partie la perpétuation du système agricole.

En effet, bon nombre d'espèces sont plus accessibles dans les milieux déforestés car jouissent d'une amplitude écologique plus large ou sont favorisées par l'homme. Elles font de ce fait de l'agriculture itinérante une forme élémentaire d'agroforesterie, qui consiste à utiliser sous une forme d'agriculture temporaire des terres forestières défrichées (CAILLIEZ, 1991).

UTILISATION DES PLANTES DE JACHÈRES

Les jachères mettent à disposition de la population beaucoup de ressources, immédiatement utilisables, sans formalité administrative (voir annexe pour plus de détails) :

1) bois de chauffage et de construction assuré par *Rheedia, Symphonia (Guttiferae), Weinmannia (Cunoniaceae), Brachylaena (Asteraceae), Neotina (Sapindaceae), Asteropeia (Theaceae), Trema (Ulmaceae), Ocotea (Lauraceae), Nuxia (Loganiaceae), Tambourissa (Monimiaceae), Ficus* et *Pachytrophe (Moraceae), Ravenala (Strelitziaceae), Pandanus (Pandanaceae)* et *Clerodendrum (Verbenaceae)*;

2) plantes médicinales avec *Caesalpinia (Fabaceae), Rhus (Anacardiaceae), Elephantopus, Helichrysum, Vernonia (Asteraceae), Sticherus (Gleicheniaceae), Aphloia (Flacourtiaceae), Spermacoce (Rubiaceae), Urophyllum, Zanthoxylum (Rutaceae), Ocimum (Lamiaceae), Dracaena (Liliaceae), Sida (Malvaceae), Clidemia (Melastomataceae), Melia (Meliaceae), Spirospermum (Menispermaceae), Centella (Apiaceae)* et *Aframomum (Zingiberaceae)*;

3) plantes alimentaires données par *Cussonia (Araliaceae), Bidens Crassocephalum (Asteraceae), Dioscorea (Dioscoreaceae), Solanum (Solanaceae), Ampalis (Moraceae), Psidium (Myrtaceae), Chrysalidocarpus (Palmae)* et *Passiflora (Passifloraceae);* certaines plantes sont à usages multiples, comme *Harungana madagascariensis (Guttiferae), Aphloia theaeformis (Flacourtiaceae).* Les jachères sont aussi des réserves de plantes vivaces cultivées (ROUSSEL, 1994) avec les plantes à tubercules, telles *Ipomaea batata (Convolvulaceae), Manihot utilissima (Euphorbiaceae),* les arbres fruitiers comme *Eryobotria japonica (Rosaceae), Musa paradisiaca (Musaceae),* les plantes à graines comestibles, dont *Phaseolus vulgaris* et *Cassia tora.*

Certains de ces végétaux sont forestiers, mais ils sont moins accessibles en forêt et moins importants car plus dispersés. Leur facilité de dissémination, généralement par le vent, favorise leur multiplication sur des terrains défrichés sous climat constamment humide et chaud. Certains d'entre eux sont pyrophiles, généralement vivaces à organes souterrains développés, tels les chaméphytes, les géophytes, à rhizomes, à racines fasciculaires ou à stolons *(Imperata, Pteridium).* Ces derniers indiquent toutefois déjà une stérilisation du sol par érosion et durcissement des horizons superficiels).

COMPARAISON AUX TRAVAUX ANTÉRIEURS

À défaut d'études semblables en milieux similaires (régions subhumides de moyenne altitude), nous devons nous contenter des travaux faits en Guyane et surtout en Afrique équatoriale. Bien que les âges des jachères ne soient pas tout à fait les mêmes, nous pouvons dire qu'il y a des ressemblances notables entre les stades d'évolution observés à Périnet et ceux de l'Afrique tropicale, cités par GUELLY *et al.* (1993). Toutefois ces auteurs ont identifié cinq stades au lieu de trois, en distinguant des stades sous-arborescent et arborescent avant le stade arboré dans des savanes togolaises. Le stade 3 de plus de 10 ans présente poutant déjà des arbres de 10 m, aussi bien ici (région forestière) qu'au Togo. Des espèces se retrouvent également, telles *Harungana madagascariensis, Trema orientalis,* dès le stade herbacé à Périnet et seulement au stade arbustif (stade 2) pour GUELLY. *et al.* (1993). Les mêmes genres (*Macaranga* et *Gaertnera)* caractérisent les parcelles de 10 à 20 ans, et les espèces caractéristiques des régions étudiées tendent à se distinguer nettement dès le stade 3 (*Weinmannia* et *Ravensara.* à Périnet et *Erythrophloeum* au Togo).

En Côte d'Ivoire, MITJA & PUIG (1993) distinguent les successions végétales en fonction du type de défrichement et des positions topographiques des jachères ainsi que du potentiel végétatif. *Imperata cylindrica* ne se trouve que sur versants défrichés mécaniquement, alors qu'ici il peut envahir toute forme topographique, quelle que soit la pente et même avec défrichement manuel, dès que le sol est épuisé. Ils soulignent aussi que la reconstitution forestière est réelle après défrichement manuel sur mi-versant

Source : MNHN

après 40 ans d'abandon. De même ailleurs, au Nigéria, au Burkina Faso, en Côte d'Ivoire (cités par GUELLY *et al.*, 1993), en Guyane (SARRAILH, 1991), et en Afrique de l'Ouest (ROUSSEL, 1994), la reconstitution de la végétation originelle semble possible (forêt sous climat humide, savane en milieux à saisons contrastées), après abandon des parcelles, par ailleurs dûment protégées contre les feux. Ce qui n'est pas le cas ici, malgré les conditions favorables à cela : la jachère de 48 ans progresse mais ne sera probablement jamais pareille à la forêt originelle.

À noter également que les stades ultimes de dégradation n'apparaissent pas dans les études antérieures, or il est intéressant de voir si la pseudo-steppe ou la brousse éricoïde pourront évoluer en formation forestière, comme la formation à *Pennisetum purpureum* enrichie en caféiers progresse en forêt en Côte d'Ivoire. Cette forme d'agroforesterie se retrouve un peu partout dans les pays tropicaux (Inde, Mexique, Guyane, Afrique de l'Ouest, Asie du Sud-Est...) avec comme principe l'intégration progressive des formes arborées à l'intérieur même des systèmes agraires (BUTTOUD, 1989 ; PELTIER & PITY, 1993). Ce sont des espèces, considérées comme des plantes à multi-usages par les populations, qui enrichissent efficacement les jachères. À Périnet, des essais avec des espèces autochtones (*Canarium madagascariense, Dalbergia sp...*) ont été faits mais sans grand succès, du fait surtout de la lenteur de leur croissance. L'utilisation des espèces de jachères (*Harungana madagascariensis, Trema orientalis...*) paraît mieux appropriée au milieu naturel et humain de la région.

CONCLUSION

Cette première étude sur la dynamique de la végétation forestière après cultures itinérantes à Madagascar confirme les thèses de SABOUREAU (1960). En effet, la reconstitution de la forêt ombrophile de moyenne altitude est possible bien que partiellement et très lentement, à condition d'éviter les rotations trop courtes et la mise en culture de milieux en cours de dégradation.

L'histoire des parcelles, notamment la fréquence et la durée des cycles culturaux, joue beaucoup sur la physionomie et la composition floristique des jachères, traduisant leur stade d'évolution.

Ce type d'analyse devra donc permettre aux responsables du PCDI de Périnet de :

- définir des zones à protéger en priorité (évolution végétale régressive, phénomènes d'érosion),
- tenter d'empêcher les rotations trop courtes (inférieures à 6 ans),
- favoriser l'utilisation des jachères anciennes (plus de 10 ans), voire délimiter des parcelles expérimentales où les plantes utiles, spontanées dans ces jachères, seraient favorisées ou même plantées, pour les enrichir. Toutefois les innovations préconisées dans ce sens ne devront ni engendrer de grands bouleversements aux niveaux cultural et culturel, ni nécessiter de grands travaux et investissements (PELTIER & PITY, 1993).

La comparaison avec les études faites dans d'autres régions, particulièrement en Afrique, montre de grandes ressemblances entre les stades de reconstitution de la forêt. D'autre part, dans certains de ces pays, les jachères font l'objet d'un enrichissement volontaire : ceci montre la voie aux responsables malgaches.

BIBLIOGRAPHIE

ADEJIWON, J.O., 1971.– Savanna patches within forest areas in Western Nigeria : a study of dynamics of forest savanna boundary. *Bull. de l'IFAN, t. XXXIII, sér. A, n° 2* : 327-343.

BLASCO, F., 1991.-Aménagement d'écosystèmes forestiers fragiles, *Revue Forestière Française, Actes du 10e Congrès Forestier Mondial, 17/26 septembre 1991, Paris, vol.* 4 : 383-390.

BUTTOUD, 1989.– L'agroforesterie : de la pratique technique à la pratique sociale, *Les produits forestiers dans l'économie africaine, ACCT, Techniques Vivantes,* 85-227.

CAILLIEZ, F., 1991.– L'aménagement des forêts tropicales, *Revue Forestière Française, Actes du 10e Congrès Forestier Mondial, 17/26 septembre 1991, Paris, vol.* 4 : 311-319.

CAPURON, R., 1961.– Contribution à l'étude de la flore forestière de Madagascar : sur quelques plantes ayant contribué au peuplement de Madagascar, *Adansonia* (1) : 65-92.

CLÉMENT, J., 1991.– L'arbre, les espèces menacées, nature et importance des menaces, mesures conservatoires, espèces tropicales, *Revue Forestière Française, Actes du 10e Congrès Forestier Mondial, 17/26 septembre 1991, Paris, vol.* 2 : 387-402.

CORNET, & GUILLAUMET, J.-L., 1976.– Divisions floristiques et étages de végétation à Madagascar, *Cah. ORSTOM, Sér. Biologie, vol. XI* (1) : 35-42.

DAGAR, J.-C., MONGIA, A.D. & SINGH, N.T., 1995.– Degradation of tropical rain forest soils upon replacement with plantations and arable crops in Andaman and Nicobar Islands in India. *Tropical Ecology, 36 (1)* : 89-101.

DOMMERGUES, Y., 1952.– Influence du défrichement de forêt suivi d'incendie sur l'activité biologique du sol, *Pédologie, série D, t. V, Fasc.*2 : 273-296.

DONQUE, G., 1975.– *Contribution à l'étude géographique du climat de Madagascar*, Tananarive : 468p.

FARAMALALA, A.M.H., 1988.– Carte de la végétation de Madagascar au 1/1 000 000, 3 feuilles, Laboratoire d'Écologie Terrestre - Université Paul Sabatier / CNRS - Toulouse.

FLORET, C., PONTANIER, R. & SERPANTIÉ, G., 1993.– La jachère en Afrique tropicale, *Dossier MAB 16, UNESCO :* 86p.

GUELLY, K.A., ROUSSEL, B., & GUYOT M., 1993.– Installation d'un couvert forestier dans les jachères de savane au sud-ouest Togo, *Bois et Forêts des Tropiques, n° 235, 1er trim. :* 37-48.

GUELLY, K.A., 1994.– Reconquête forestière sur le plateau Akposso (Togo) : stratégies, caractéristiques botaniques et écologiques, *JATBA, nouv. sér., vol. XXXVI* (1) : 15-28.

Source : MNHN

GUILLAUMET, J.-L. & KOECHLIN, J., 1971.– Contribution à la définition des types de végétation dans les régions tropicales : exemple de Madagascar, *Candollea* 26/2 : 263-277.

HUMBERT H., 1927.– La destruction d'une flore insulaire par le feu. Principaux aspects de la végétation à Madagascar. *Mém. Acad. Malgache, fasc. V* : 79p., planches et notices.

HUMBERT, H. & COURS DARNE, G., 1965.– Notice de la carte internationale du tapis végétal au 1:1 000000 de Madagascar, *Extrait des Travaux de l'Institut Français de Pondichéry.*

IUCN, 1988.– L'équilibre des écosystèmes forestiers à Madagascar, *Programme pour les Forêts Tropicales, Actes d'un Séminaire International, Royaume Uni,* : 338p.

KIENER, A., 1963.– Le tavy à Madagascar : ses différentes formes, bilans du tavy, problèmes humains et moyens de lutte, *Bois et Forêts des Tropiques,* 90 : 9-16.

LACOSTE, A. & SALANON, R., 1969.– Éléments de biogéographie, *coll. Fasc. Géographie 13, Fernand Nathan,* Paris, 177p.

LANGRAND, O. & NICOLL, M.E., 1989.– Madagascar : revue de la conservation et des aires protégées. *WWF :* 374p.

LANGRAND, O. & WILMÉ L., 1995.– Effects of forest fragmentation on extinction patterns of endemic avifaune on the Central High plateau of Madagascar. *Environmental change in Madagascar, ed. Patterson, B.P., Goodman, S.M., Sedlock, J.-L. - The field Museum Chicago :* 143p.

LEPART, J. & ESCARRE, J., 1983.– La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol., t. 14, 3,* : 133-178.

LOUVEL, M., 1909.– La forêt d'Analamazaotra, *Bull. Econ., n°* 2 : 313-349.

MITJA, D. & PUIG, H., 1993.– Essartage, culture itinérante et reconstitution de la végétation dans les jachères en savane humide de Côte d'Ivoire (Booro-Borotou, Touba), *Com. à l'Atelier International sur les Jachères en Afrique de l'Ouest (Montpellier).*

MUNSELL, 1975.– Munsell soil color charts, *Munsell color,* Maryland.

OWINO, F., 1991.– Balance between agricultural lands and forests : the case of developing countries, *Revue Forestière Française, Actes du 10e Congrès Forestier Mondial, 17/26 septembre 1991, Paris, vol.* 3 : 79-86.

PARNELL, J. A. N., CRONK, Q., JACKSON, P.W. & STRAHM, W., 1989.– A study of the ecological history, vegetation and conservation management of Ile aux Aigrettes, Mauritius, *Journal of Tropical Ecology* (5) : 355-374.

PELTIER, R. & PITY, B., 1993.– De la culture itinérante sur brûlis au jardin agroforestier en passant par les jachères enrichies, *Bois et Forêts des Tropiques, 1er trim, n°* 235 : 49-57.

PERRIER de la BATHIE, H., 1921.– La végétation malgache. *Ann. du Musée Colonial de Marseille, 29e année, 3e série, 9e vol.* : 268p., cartes.

RAMADE, F., 1984.– Éléments d'écologie, écologie fondamentale, Paris, 371p.

RASOLOFOHARINORO, 1988.– Quelques faciès de la couverture forestière en relation avec l'environnement dans la région d'Andasibe (Périnet), thèse de 3e cycle, Université d'Antananarivo, 471p., cartes et photos.

RASOLOFOHARINORO, 1996.– Analyse et dynamique de la végétation dans la région d'Andasibe-Périnet (Madagascar), thèse de l'Université Paul Sabatier (Toulouse), 220p., cartes et photos.

RATOVOSON, C., 1979 - Les problèmes du tavy sur la côte est malgache, *Madagascar, Rev. de Géographie, n°* 35 : 141-162.

RIQUIER, J.,1953.– Étude d'un sol de tavy et d'un sol de forêt primaire à Périnet, *Mém. Inst. Scient de Madagascar :*75-92.

ROUSSEL, B., 1994.– Usages, perception et gestion des jachères : comparaison entre une région sèche et une région humide de l'Afrique de l'Ouest, *JATBA, nouv. série, 1994, vol. XXXVI* (1) : 29-45.

SABOUREAU, P., 1960.– La forêt malgache peut se reconstituer naturellement, *Bull. Acad. Malgache, Nouv. Sér., t. XXXVIII :* 78-82.

SAMBOU, B., GOUDIABY, J., MADSEN, E. & BÂ, A.T., 1994.– Étude comparative des modifications de la flore et de la végétation ligneuse dans les forêts classées de Koutal et de l'île Kouyong (Centre Ouest du Sénégal), *JATBA, Nouv. sér., vol. XXXVI* (1) : 87-100.

SARRAILH, J.-M., 1991.– L'évolution du milieu après déforestation : bilan de 14 années de recherche en Guyane française, *Bois et Forêts des Tropiques,* 227 : 31-35.

SARRAILH, J.-M. & RAKOTOMANANA, J.-L., 1978.– Bassins-versants de Périnet, résultats et interprétation de 12 années d'étude, *FOFIFA/DRFP,* n° 431 : 21p.

STRAKA, H., 1996.– Histoire de la végétation de Madagascar oriental dans les derniers 100 millénaires. *Biogéographie de Madagascar, Actes du Coll. Internat., Soc. de Biogéographie Museum, ORSTOM, Paris, 26-28 sept.1995, collection Colloques et Séminaires,* : 37-47.

GLOSSAIRE

Savoka : Nom local pour fomations secondaires après l'agriculture itinérante sur brûlis dans l'Est malgache.

Savoka matoy : formation préforestière sur vieille jachère abandonnée.

Savoka mody : vieille jachère en regradation forestière.

Tavy : nom local donné à l'agriculture itinérante sur brûlis dans l'Est malgache ; par extension, il désigne aussi les champs affectés à cette agriculture.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The study area is the Perinet Division, in the Eastern Central part of Madagascar, domain of the ombrophilous tropical forest at medium elevation (910 - 1,250 m). This region is inhabited since 1911 and anthropic pressure is rapidly increasing: logging, mining, tourism, shifting agriculture. Since 1994, the area is the focus of an Integrated Conservation - Development Programme (PCDI).

With the exception of a general description in the 1920s (PERRIER DE LA BATHIE, 1921; HUMBERT, 1927), no study has been until now carried out in Madagascar on vegetation dynamics after shifting agriculture. The aim of the present paper is to analyze the physiognomy, flora and evolution of several more or less ancient fallow lands.

Field work was preceded by the analysis of remote sensing data. Field investigations yielded information on the history of the physiognomic units recognized on the imageries and aerial photos. Phytosociological surveys (LACOSTE & SALANON, 1969) were then undertaken for each unit, using the "quadrats" method in homogeneous areas, and the "transects" method in heteregeneous areas. 9 surveys on fallow plots show the vegetation dynamics as compared to a reference plot chosen within the Forest Station, protected since 1920. These fallows were respectively abandoned 1, 3, 6, 10, 22 and 48 years after the last crop. The study also includes a forest border plot and two old fallows which have respectively regressed to a pseudo-steppe and an ericoid bush.

Source : MNHN

Some features of the vegetation dynamics after shifting agriculture appear: 1) floristic impoverishment, as 84 typical species only can be counted after 48 years, against 388 in the primary forest; 2) increasing importance of new species, typical of the Central Highlands or introduced, through anemochore and zoochore seed dispersal; 3) increasing importance of lower biological types (hemicryptophytes, therophytes, geophytes) in the first stages relatively to phanerophytes (which fall from 85 % in dense forest to about 20 %; 4) low biomass value, which rarely reaches above 6t/ha in the first 10 years, i.e. hardly half the forest biomass; 5) relative importance of directly useful plants (timber, medicinal plants, food plants), this explaining in part the perpetuation of shifting agriculture.

Results are compared with studies achieved in various other regions, particularly in Africa (GUELLY *et al.*, 1993), revealing great similarities in the various stages of forest reconstitution. In these countries, attempts are made to incorporate in agroforestry system the useful plants that naturally spread over fallows, thus showing the way to Malagasy managers.

Source : MNHN

ANNEXE.– Liste des espèces recensées dans les jachères d'Andasibe-Périnet.

List of the species registered in Andasibe-Périnet fallows.

TAXONOMIE - NOM VERNACULAIRE - ABRÉVIATION	2	3	4	5	6	7	8	9	UTILISATION
Acacia dealbata Link. Fabaceae *mimosa*			E	E					
Achyranthes aspera L. Amaranthaceae *vatofosa*	E	E							
Aframomum angustifolium K. Schum. Zingiberaceae *longoza*	E								dysenterie
Agelaea pentagyna H.Bn. Connaraceae *vahimainty*	E								
Ageratum conyzoides L. Asteraceae *hanitrimpatsaka* -**Ac**				E				E	
Albizia gummifera Willd. Fabaceae		D							
Albizia sassa Willd. Fabaceae *volomborona*		D							
Anthocleista amplexicaulis Gilg. Loganiaceae *lendemy*	D	E							
Anthocleista. mad/sis Bak. Loganiaceae *lendemilahy*	D								
Anthospermum emirnense Bak. Rubiaceae *kisanga*	E	E							
Antidesma petiolare Tul. Euphorbiaceae *taindalitra*	D	E							
Aphloia theaeformis Benn. Flacourtiaceae *fandramanana*	D	E							tisane
Apollonias velutina Kost. Lauraceae *voakoromanga*	D	E							menuiserie
Arachis hypogaea L. Fabaceaee *voanjo*					E	E			oléagineux
Aristida multicaulis Bak. Poaceae *horombavy* - **Am**							E	E	
Arundo mad/sis Beauv. Poaceae *fantaka*			E	E					
Asparagus declinatus L. Liliaceae *tsangatsangotrala*	E		E						
Asparagus simulans Bak. Liliaceae *tsimaty*	E	E	E						
Asplenium monanthes L. Aspleniaceae	D	E							
Asteropeia densiflora Bak. Theaceae *voafotsy*	E								boisson, charpente
Bidens pilosa L. Asteraceae *tsipolitra* - **Bp**				E	E				brèdes
Blotia oblongifolia Leand. Euphorbiaceae *fanjavala* - **Bo**	D	E							chauffage
Blotia oblongifolia var.louvelii Leand. Euphorbiaceae *fanjavalafotsy*		E							
Brachylaena merana H. Humb. Asteraceae *merampamelona*	D	E	E		D				construction pilons
Brachylaena ramiflora var. ramiflora H. Humb. Asteraceae *merankazotokana* - **Br**		D							traverses
Caesalpinia bonduc (L.) Roxb. Fabaceae *vatolalaka*				E	E				
Camellia tea Link. Theaceae *ditevazaha*					E				boisson
Carex pyramidalis Kükenth Cyperaceae *herandambo*	E	E							
Cassia laevigata L. Fabaceae *tainakoho*			E	E	E				manches d'outils
Cassia tora L. Fabaceae *voanemba*					E	E			féculent
Cassinopsis ciliata Bak. Icacinaceae *fandrianakanga*	E	E	E				E		
Cassytha filiformis L. Lauraceae *tsihitafototra*	D								
Catharanthus lanceus Boj. Apocynaceae *vonenina*					E	E			purgatif
Centella asiatica Urb. Apiaceae *talapetraka*						E			cicatrisant
Chassalia ternifolia Blum. Rubiaceae *voamialintaona* - **Ct**	E	E	E						
Chrysalidocarpus fibrosus Jum. Palmae *hovidananana*	E	E							chou palmiste, fibre solide
Chrysalidocarpus sp. Palmae *anivona*	E	E							médecine
Clerodendrum arenarum Bak. Verbenaceae *antambalahy*	D								construction
Clerodendrum putre Schau. Verbenaceae *vanginamboa*	D	E							
Clidemia hirta D. Don Melastomataceae *mazambody* - **Ch**	E		E	E		E			ulcères
Cnestis polyphylla Lamk Connaraceae *sefanavahy*	E								
Coleus bojeri Benth. Bignoniaceae *ramifaritra*			E	E					
Commelina scandens Welw Commelinaceae	E	E							
Conyza attenuata D.C. Asteraceae					E				
Conyza bakeri H. Humb. Asteraceae					E				
Costularia baroni Clarke Cyperaceae *ahaka*			E	E					
Crassocephalum crepidioides Benth. Asteraceae *anandrambo*						E			
Crassocephalum luteum H. Humb. Asteraceae *anandrambolahy*						E			

Source : MNHN

TAXONOMIE - NOM VERNACULAIRE - ABRÉVIATION	2	3	4	5	6	7	8	9	UTILISATION
Craterispermum laurinum Benth. Rubiaceae *hazomamy*		E	E						
Crinum firmifolium Bak. Liliaceae *tsingatsa*		E							
Croton louvelii J. Leand. Euphorbiaceae *sily*	D	E							
Cucurmis sativus L. Cucurbitaceae concombre					E				légumes
Cuphocarpus sp. Araliaceae *voantsilamadinidravina*		E	E						
Cussonia bojeri Seem. Araliaceae *tsingila*				E					brèdes
Cyathea albida Tard. Cyatheaceae *fanjanalahy*	E	E	E						fangeots
Cyclosorus distans Tard. Thelypteridaceae *ampanga*	E	E							
Cyclosorus gongylodes Link. Thelypteridaceae *ampangabe*	E	E							
Danaïs vestita Bak. Rubiaceae *vahimantsinala*	E								
Decarydendron perrieri Cav. Monimiaceae *amboralahy*	D								
Desmodium mauritianum Fabaceae *tsilavondrivotra*			E						
Dianella ensifolia L. Redouté Liliaceae *hasinamadinidravina* - **De**	E		E						
Dichaetanthera oblongifolia Bak. Melastomataceae *sanalahy*	E	E							
Dichapetalum humbertii B. Descoings Dichapetalaceae *vahimazana*	D	E							
Dichapetalum leucosia (Sprang) Engl. Dichapetalaceae *vahindavenona*	D								
Dichrostachys sp. Fabaceae *famohalambo*		E	E						
Dioscorea bulbifera L. Dioscoreaceae *hofika*				E	E				féculents
Dioscorea minutiflora Engl. Dioscoreaceae *ovihazo*					E				féculents
Dombeya lucida H.Bn. Sterculiaceae *hafobalo*	D	E	E						
Dracaena elliptica Thumb. et Dallm.Agavaceae *hasimbola*	E	E							
Dracaena reflexa var.parcifolia Th. Agavaceae *hasina*	E	E							fièvre
Dracaena xiphophylla Bak. Agavaceae *hasimbary*	E								
Drypetes mad/sis var.inermis Euphorbiaceae *hazohambo*	E								
Dypsis gracilis Bory Palmae *tsirikakoho*	E	E							
Elaeocarpus sericeus var.grandiflorus Bak. Elaeocarpaceae *sana*		E							
Elephantopus scaber L. Asteraceae *taimbakombako* - **Es**				E					maux de ventre
Emilia citrina D.C. Asteraceae *tsiontsiona* - **Ec**			E		E	E			
Emilia humifusa D.C. Asteraceae *siasiabe*				E	E				
Ephippiandra (Hedycaryopsis) mad/sis Dang. Monimiaceae *amborabe*			E		E				ruches, cercueils
Erigeron naudinii Bon Asteraceae *ahibahiny*					E	E			
Eryobotria japonica Lindl. Rosaceae *pibasy*				D	E				fruits
Eucalyptus sp. Myrtaceae *kininina*, eucalyptus			E						traverses, charbon
Eugenia emirnensis Bak. Myrtaceae *rotramena*		D	E						
Euphorbia tetraptera Bak. Euphorbiaceae *samata*	D	E							
Ficus pyrifolia Link. Moraceae *nonoka*	E								
Ficus soroceoides Bak. var. brachyclada Bak., var.arborea H.Perr. Moraceae *kivozy*	E	E							
Ficus soroceoides Bak. Moraceae *ramiringitra*	E	E							cordage
Fimbristylis (Bulbostylis) bathiei Cherm. Cyperaceae *volontany*	E								
Fuirena umbellata Kunth. Cyperaceae *vendramalomana*	E	E							
Gaertnera macrostipulata Lamk Rubiaceae *lolotra* - **Gm**	C-D	D							
Gardenia sp. Rubiaceae *jirofoala*		E							
Gastonia duplicata Araliaceae *voantsilanaberavina*		E							
Gerbera piloselloides Cass. Asteraceae				E					
Grewia farotendata Tiliaceae *hafopotsy*	D	E							
Harungana mad/sis Choisy Guttiferae *harongana* - **Hm**		D-E		E	E				chauffage, caisserie, tanin
Helichrysum achyroclinoides Bak. Asteraceae *rambiazimpilo*.				E			E		
Helichrysum bracteiferum D.C. Asteraceae *rambiazinalahy* - **Hb**				E			D-E		
Helichrysum cordifolium D.C. Asteraceae *vonimbohitra*				E	E		E		
Helichrysum fulvescens D.C. Asteraceae *hanitrandrianaivo*					E				
Helichrysum gymnocephalum H. Humb.					E		E		maux de dents,

Source : MNHN

TAXONOMIE - NOM VERNACULAIRE - ABRÉVIATION	2	3	4	5	6	7	8	9	UTILISATION
Asteraceae *rambiazinavavy*									fièvre
Helichrysum phillicaefolium H. Humb. Asteraceae *rambiazina*							E		
Homalium sp. Flacourtiaceae *hazombato*		E							construction
Imperata cylindrica Beauv. Poaceae *tenona* - **Ic**								E	toiture
Ipomaea batatas Lamk Convolvulaceae *vomanga*					E				brèdes féculents
Ixora sp. Rubiaceae *mandosoravy*	E								
Jasminum sp. Oleaceae *lavanana*	E								
Lactuca indica L. Asteraceae *beroberoka*				E					tisane
Lantana camara Moldenke Verbenaceae *randriaka* - **Lc**		D		E					
Lantana camara var.aculeata (L.) Moldenke Verbenaceae								E	fièvre
Leptaulus citrioides H.Bn.. Icacinaceae *voahangibe*		E							
Leptolaena multiflora Thou. Chlaenaceae *onjanonjana*	E								traverses
Lobelia agrestis Campanulaceae *anangisalahy*			E						
Loudetia stipoides Hack. Poaceae *horona* - **Ls**							E	E	
Louvelia mad/sis J. et Perr. Palmae *lavàka*	D		E		E				
Ludwigia (Jussiaea) repens L. Onagraceae *viliantsahona*				E					
Lycopodium (Lycopodiella) cernua (L) Pichi Serniolli		E					E		
Lycopodiaceae *tongotsokina*									
Lycopodium clavatum var. borbonicum Bory	E	E							
Lycopodiaceae *tongotsokina* - **Lyc**									
Lygodium lanceolatum Desv. Schizaeaceae *karakarantoloholahy*			E						
Macaranga alnifolia Bak. Euphorbiaceae *mokaranana* - **Ma**	E	D				E			
Macaranga oblongifolia Bak. Euphorbiaceae *mokaranandahy*		E							
Macaranga sp. Euphorbiaceae *mokaranandrano*	E								
Maesa lanceolata Forsk. Myrsinaceae *voarafy*		E							
Manihot utilissima Pohl. Euphorbiaceae *balahazo*			E	E	E				féculents
Melia azedarach L. Meliaceae *voandelaka*		D-E	E						fièvre, parasites, construction
Melinis minutiflora Pal. Poaceae *tsingolobolo*		E							
Mikania scandens Willd. Poaceae *vahimbahia*	E								
Monogramma graminea (Poir.) Schkuhr Adiantaceae	E								
Morinda sp. Rubiaceae *lengovahy*	E								
Mostuea brunonis Didrichsen Loganiaceae *hazondamokana*	D	E							
Musa paradisiaca L. Musaceae *sarika*, banane			D	E					fruits, tissage
Neotina coursii R. Cap. Sapindaceae *odifo*	E								construction
Neyraudia mad/sis Hook Poaceae *fantakabe*				E					
Nuxia capitata Bak. Loganiaceae *valanirana*				E					construction
Ocimum canum Dims. Lamiaceae *karanjany*			E						
Ocimum graticimum Lamiaceae *romba*				E					maux de dents
Ocotea cymosa Pal. Lauraceae *varongimainty*	E	E							menuiserie
Ocotea faucherei Kost. Lauraceae *varongifotsy*	D								menuiserie
Ocotea nervosa Kost. Lauraceae *varongy*	E	E							
Ocotea racemosa Kost. Lauraceae *varongimena*	E								menuiserie
Oncostemum acuminatum Mez. Myrsinaceae *hazotohofotsy*	E								
Oncostemum. pilosum Mez. Myrsinaceae *hazotoho*	D								
Ophiocolea floribunda H. Perr. Bignoniaceae *hazomboemba*		E							
Oryza sativa L. Poaceae *vary*					E	E			aliment
Pachytrophe dimepate Bureau Moraceae *dipaty*		E	E						construction
Pachytrophe obovata var.montana Leand. Moraceae *tsipatika*	E	E							
Pandanus concretus Martelli Pandanaceae *vakoana*	E								construction
Panicum brevifolium L. Poaceae *verotsanga*				E					
Panicum conjugatum Borg. Poaceae *ahipisadahy*					E				
Panicum maximum Jacq. Poaceae *fantaka*					E				
Panicum nutans Lamk Poaceae *menavody*			E						
Panicum paniculatum L. Poaceae *ahitsoavaly*					E				
Panicum parvifolium Lamk Poaceae fandrotrarandahy				E	E				
Paspalum commersonnii Lamk Poaceae *ahivivy*					E				

Source : MNHN

TAXONOMIE - NOM VERNACULAIRE - ABRÉVIATION	2	3	4	5	6	7	8	9	UTILISATION
Passiflora incarnata L. Passifloraceae grenadille					E				fruits
Peddiea involucrata Bak. Thymelaeaceae *amontamaimbo*	E								cordage
Pellaea goudotü (Kze) C. Chr. Adiantaceae			E						
Pellaea viridis (Forsk) Prantl Adiantaceae *ampangaviky*			E						
Pentas sp. Rubiaceae	E	E							
Phaseolus vulgaris L. Fabaceae *tsaramaso*, haricot					E	E			féculents
Philippia floribunda Benth. Ericaceae *anjavidy* - **Pf**							D-E		chauffage
Pilea capitata Bak. Urticaceae *sariandy*			E						
Pilea rivularis var.andasibeensis Leand.Urticaceae	E	E							
Pittosporum ochrosiaefolium var. mad/se Cuf. Pittosporaceae	E								maux de ventre, vers
Pittosporum polyspermum Tul. Pittosporaceae *maimbovitsika madinidravina*		E							sangsues
Pittosporum sp. Pittosporaceae *maimbovitsika*	E								sangsues
Plagioscyphus louvelii Dang. et Chou Sapindaceae *lanary*		E							
Polyscias fraxinifolia (Bak.) Harms. Araliaceae *voantsilandrevaka*	E	E							
Psiadia altissima Benth. Asteraceae *dingandingana* - **Pa**		D-E	D		D	E			maux de dents
Psiadia lucida Drake Asteraceae *dingandingandahy*				E	E				maux de dents
Psidium cattleyanum Sabine Myrtaceae *goavitsinahy*				E	E				fruits
Psorospermum androsaemifolium Bak. Guttiferae *harongampanihy*		E							menuiserie
Psychotria andevorantiensis Rubiaceae *amalomanta* **Ps**	D								
Psychotria bullata Rubiaceae *amalomantavoloina*	E								
Pteridium aquilinum Kühn. Dennstaedtiaceae *ampanga,* **Pta**		E	D	E	E		E		
Pterocaulon decurrens Sp. Moore Asteraceae *ariandro*	E	E							
Pyrostria mad/sis Rubiaceae *pitsikahidambo*	E								
Ranunculus pinnatus Poir. Ranunculaceae *odiandoha*	E	E							
Ravenala mad/sis Adans. Strelitziaceae *fontsy* - **Rm**			D		E				boisson,construction
Ravensara acuminata (Willd.) H.Bn. Lauraceae *tavolomalama*		E							
Ravensara ovalifolia Dang. Lauraceae *tavolombodimpinengo*	E								allumettes
Ravensara polyneura Kost. Lauraceae *tavolobelelo*	E								
Rheedia aphanophlebia H. Perr. Guttiferae *bedity*	E								traverses menuiserie
Rhodocodon urgineoides Bak. Liliaceae *siramboalavo*		E							
Rhus tarantana Bak. Anacardiaceae *tarantana*	D	D							
Rothmannia toalanana Rubiaceae *toalanana*	E								
Rubus alceofolius Bosser Rosaceae *takoaka* - **Ra**		D							
Sabicea diversifolia Pers. Rubiaceae *sevantrandraka*	E								
Saldinia sp. Rubiaceae *voamasontetso*		E							
Savia danguyana Leand. Euphorbiaceae *hazondamokana*	E	E							
Schefflera voantsilana Bak. Araliaceae *voantsilana*	E	E							
Schizachyrium sp. Poaceae *tenombozaka*			E	E					
Schizaea dichotoma (L.) Sw. Schizaeaceae *volomporinampialona*						E			
Schizostachyum (Cephalostachyum) mad/sis Kam. Poaceae *voloandoha* - **Cm**	C		D		D				
Schizostachyum(Cephalostachyum) Vig.et Camus	D	D							
Poaceae *volofenendrina* -									
Scleria racemosa Poir. Cyperaceae *famositramboa* - **Sr**	E		E				E		
Secamone sp. Asclepiadaceae *maninjo*	E								
Selaginella flabellata Sprine Selaginellaceae *jingohely*	E	E							
Senecio adscendens Boj. Asteraceae					E				
Senecio erechtitoides Bak. Asteraceae					E	E			
Senecio faujasioides Bak. Asteraceae *hanidraisoa*					E	E			
Senecio longiscapus Boj. Asteraceae					E				
Senecio myricaefolius H. Humb. Asteraceae *masindranonandroina*	E				E	E			
Sesbania pubescens D.C. Fabaceae sesbania				E					
Setaria pallide fusca Stapf Hubt. Poaceae *tanandalitra*	E				E	E			
Sida rhombifolia L. Malvaceae *tsindahoro*				E					toux, fièvre

Source : MNHN

TAXONOMIE - NOM VERNACULAIRE - ABRÉVIATION	2	3	4	5	6	7	8	9	UTILISATION
Smilax kraussiana Meis. Liliaceae *rohindambo*		E	E						
Solanum mauritianum (auriculatum) Ait. Solanaceae *sevabe* - **Sa**					E	E			savon
Solanum indicum L. Solanaceae *angivy*					E				brèdes
Solanum nigrum L. Solanaceae *anamamy*					E				brèdes
Spermacoce (Diodia) scandens L. Rubiaceae *keliomandrà* - **Ss**		E							hémorragie
Sphenomeris melleri (Hook) C. Chr. Dennstaedtiaceae						E			
Sphenomeris sp. Dennstaedtiaceae *tandrafotsy*						E			
Spirospermum penduliflorum Ch. Menispermaceae *telotritry*	D								fièvre
Sporobolus indicus R. Br. Poaceae *ahikongona*						E			
Sticherus flagellaris (Bory) St John. Gleicheniaceae *rangotra* - **St**	E	E	E				E		asthme
Suregada baroni (Moore) Croizet Euphorbiaceae	E								
Suregada laurina H.Bn. Euphorbiaceae *fanambabe*	E					E			
Symphonia tanalensis Jum. et Perr. Guttiferae *kijisarondrana*	E								menuiserie
Symphonia urophylla Deene Guttiferae *kijy*	E								ébénisterie
Tabernae (Muntafara) sessifolia Bak. Pichon Apocynaceae *montafara*	E	E							
Tambourissa purpurea (Tul) A DC Monimiaceae *amboramena*				E			E		ébénisterie
Tambourissa religiosa A.D.C. Monimiaceae *amboraberavina*	E	E							construction
Tambourissa sp. Monimiaceae *amborafasina*	D								
Tambourissa trichophylla var.thouvenotii (Dang.) Cav.	C-D				D				menuiserie
Monimiaceae *amboravoloina* - **Tt**									
Tarenna sericea R. Cap. Rubiaceae *toalanantsavoka*		E							
Tetradium (Evodia) mad/sis Bak. Rutaceae		E	E						rhum local
Thecacoris cometia.J. Léand. Euphorbiaceae *hoditroviala* **Tc**	D	E							
Trema orientalis Blume Ulmaceae *andrarezina* - **To**		E		E	D	E			chauffage
Trilepisium (Bosqueia) boiviniana H.Bn. Moraceae *tsipativavy*	E	E							
Tristemma virusanum Comm. Melastomataceae *voatrotrokala*				E	E				fruits
Trycalizia mad/sis A. Cher. Rubiaceae *kafealaberavina*		E							fruits
Trycalizia sp. Rubiaceae *kafealamadinidravina*			E						boisson
Urena lobata L. Malvaceae *avoha*	E	E							
Urera acuminata var.perrieri Leand. Urticaceae *lelanomby*	E								
Urophyllum (Pauridiantha) lyallii Bak. Rubiaceae *tsiandrova*	E	E							fièvre
Vaccinium emirnense Pock. Ericaceae *voaramantsinala*	E								
Vepris nitida Verd. Rutaceae *ampodivato*	E	E							
Verbena bonariensis L. Verbenaceae *veriverinala*			E						arôme
Vernonia appendiculata Less. Asteraceae *ambiaty*					E				
Vernonia cinerea ssp. vialis (DC) H.Humb. Asteraceae					E				
Vernonia diversifolia Boj. Asteraceae					E	E	E		
Vernonia exserta Bak. Asteraceae			E			E			
Vernonia garnieriana Klatt. Asteraceae *ramanjavona* - **Vg**	C-D		D						fièvre
Vernonia sublutea Scott. Elliot Asteraceae				E					
Vitex betsiliensis H.Humb. Verbenaceae			E						
Vitex pachyclada Bak. Verbenaceae *befelatanana*			E						
Weinmannia bojeriana Tul. Cunoniaceae *lalomena*		E	E						tanin, astringent
Weinmannia hildebrandtii Baill. Cunoniaceae *lalona* **Wh**	D	E							construction
Weinmannia rutembergii Engl. Cunoniaceae *lalonkitsika*	D-E	E					E		ébenisterie
Weinmannia sanguisuguerium Bernardi Cunoniaceae *lalombary*	E	E							
Zanthoxylum thouvenotii H. Perr. *tsianihimposa*	E	E	E						menuiserie caisserie
Zehneria perrieri Ker. Cucurbitaceae *lelambaratra*					E				

mad/se : madagascariense
C : strate de 7 à 15 m
2, 3, 4, 5, 6, 7 : jachères respectivement de 48, 22, 10, 6, 3, et 1 an.
8 : brousse éricoïde
9 : pseudo-steppe

mad/sis : madagascariensis
D : strate de 2 à 7 mE : strate < 2 m

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (2) 1997 : 167-177

L'AFFRONTEMENT PHYTOGÉOGRAPHIE - PHYTOSOCIOLOGIE VU PAR LES FORESTIERS FRANÇAIS (1920-1940)*

Jean-Yves PUYO

U.M.R. n° 5 603 Société, Environnement, Espace,
I.R.S.A.M., avenue du doyen Poplawski, 64 000 Pau

SUMMARY
(original scientific paper)

THE PHYTOGEOGRAPHY-PHYTOSOCIOLOGY CONFRONTATION SEEN BY THE FRENCH FORESTERS
Soon after the First World War, there was a proliferation of publications concerning botanic geography in the Revue des Eaux et Forêts. *However, these questions generated countless controversies within the French forestry body between the "classical" phytogeographers (of the FLAHAULT trend), the School of Chicago followers (KUHNHOLTZ-LORDAT) and those of the Zürich-Montpellier School (BRAUN-BLANQUET). Moreover, the analysis of the forestry press allows us to highlight the mechanisms of change from one paradigm to the other. Whilst endeavouring to make a modest contribution, this study goes beyond the simple forestry domain by shedding new light on the knowledge of the French scientific community between the two World Wars.*

KEY WORDS : History of science - Forest botany - Forest press - Plant sociology.

RÉSUMÉ
(travail original)

Aux lendemains de la Première Guerre mondiale, les travaux relevant de la géographie botanique se multiplièrent dans la Revue des Eaux et Forêts. *Toutefois, ces questions allaient engendrer des polémiques innombrables au sein même du corps forestier français, entre les phytogéographes "classiques" (tendance FLAHAULT), les adeptes de l'École de Chicago (KUHNHOLTZ-LORDAT) et ceux de l'École zürichо-montpelliéraine (BRAUN-BLANQUET). Aussi, l'analyse la presse forestière constitue une chance de mettre en évidence les mécanismes de succession des paradigmes ; en cherchant modestement à y contribuer, cette étude dépasse donc le simple domaine forestier en venant éclairer d'un jour nouveau la connaissance du monde scientifique français de l'entre-deux guerres.*

MOTS CLÉS : Histoire des sciences - Botanique forestière - Presse forestière - Sociologie végétale.

Grâce aux travaux d'un petit nombre de professeurs de l'École forestière de Nancy, tels Auguste Mathieu (1814-1890), Paul FLICHE (1833-1908) et Philibert GUINIER (1876-1962), la botanique forestière française s'est constituée laborieusement durant le dernier quart du XIX^{e} siècle. Ces scientifiques se démarquaient des autres botanistes contemporains par l'intérêt qu'ils portaient aux formations forestières, l'arbre devenant l'élément central de l'étude des *associations végétales*. Cette problématique allait conduire à l'élaboration progressive d'un savoir disciplinaire original, combinant des notions de botanique des plus modernes et des faits relevant de l'observation, accumulés par des générations de forestiers ; le remarquable *Cours de géographie botanique* donné par Philibert GUINIER durant l'entre-deux guerres constitue en quelque sorte un premier aboutissement de 50 années de recherches forestières françaises, mêlant un enseignement se réclamant de la toute jeune écologie à des préoccupations plus "professionnelles", telles que la naturalisation ou l'acclimatation des essences forestières exotiques[(1)].

Cette même période coïncida avec une ouverture significative de l'enseignement forestier aux sciences naturelles (sciences du sol, biologie végétale, entomologie...). Ce mouvement entraîna une multiplication des échanges scientifiques entre le personnel enseignant nancéien et les universitaires français, tels le célèbre phytogéographe Charles FLAHAULT ; ce dernier, passionné par le monde forestier, avait entrepris de multiples expériences en collaboration avec les services forestiers du Sud-Est. De plus, il recevait fréquemment de jeunes promotions de

* Manuscrit reçu le 7 octobre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 31 janvier 1997.

(1)Le cours de géographie botanique de Philibert GUINIER, datant 1932, a été édité en 1995 par l'*Association française des Eaux et Forêts* à partir de notes prises par un de ces anciens élèves. AFEF, 1995.– *L'écologie forestière enseignée par Philibert GUINIER*. E.N.G.R.E.F., Nancy, 1995 : 72 p.

Source : MNHN

l'École forestière dans son laboratoire de l'Hort-de-Dieu (situé sur le mont Aigoual), sensibilisant à la géographie botanique ces futurs cadres grâce à son enseignement "de terrain". La botanique forestière française était enfin lancée, directement influencée durant presqu'un demi siècle par l'enseignement de Charles FLAHAULT [(2)].

Aux lendemains de la Première Guerre mondiale, les articles consacrés à la géographie botanique se multiplièrent dans la *Revue des Eaux et Forêts* (*R.E.F.*), revue destinée aux cadres du corps forestier. Or, en France comme à l'étranger, la période de l'entre-deux guerres fut riche en nouvelles notions, développées par GAUSSEN, KUHNHOLTZ-LORDAT ou BRAUN-BLANQUET, telles *l'association végétale*, *le dynamisme*, *le climax*... À travers la *Revue,* on peut voir celles-ci se propager progressivement, de même que les polémiques qui opposèrent les tenants de la phytogéographie à ceux de la phytosociologie. Aussi, l'étude de la presse spécialisée forestière nous semble constituer un moyen pertinent et novateur d'enrichir, sur un plan dépassant largement le simple domaine forestier, la connaissance de cette période des plus riches quant à l'évolution de la recherche géobotanique française mais aussi mondiale.

Des "forestiers botanistes" divisés en plusieurs courants scientifiques parfois rivaux

Durant l'entre-deux guerres, les "forestiers botanistes" se partageaient entre trois grandes écoles : les phytogéographes tendance FLAHAULT, les phytosociologues "dynamistes" et les phytosociologues de "l'école züricho-montpelliéraine". Les fidèles de FLAHAULT, ou encore, de la "phytogéographie génétique", se recrutaient parmi les forestiers les plus âgés, sensibilisés, dès la fin du XIX^{e} siècle, aux problèmes liés à la distribution des végétaux. Henri GAUSSEN, (professeur de sylviculture à l'Université de Toulouse et directeur du *Laboratoire forestier)*, développait dans ses travaux l'enseignement du vieux maître ; ses conceptions étaient partagées par quelques forestiers de premier plan, tels Jean Salvador[(3)] et Louis Ferdinand TESSIER[(4)].

Ces phytogéographes entretenaient néanmoins de bonnes relations avec leurs collègues dynamistes, courant découlant directement de l'évolution de l'ancienne géographie botanique. Ceux-ci ne reniaient pas l'enseignement passé des anciens géobotanistes mais ils "modernisaient" en quelque sorte leurs discours en se référant au *dynamisme*. Cette notion était alors développée par l'école américaine d'écologie, composée de chercheurs issus de l'Université de Chicago (1895-1930) ; on peut citer parmi ceux-ci C.C. ADAMS, Frederic CLEMENTS, H.C. COWLES, Conway MCMILLAN et Victor SHELFORD. L'idée fondatrice en était que la végétation "pionnière" passe par une série de stades ordonnés et donc prévisibles, culminant au *climax* qui constitue un état théorique autour duquel oscille la végétation désormais stabilisée : "*Ainsi, autour d'une écologie européenne qui "photographie" l'état des végétations considérées, les Américains substituent une écologie "cinématographique" : on passe de l'objet au processus*"[(5)].

Ce courant était représenté en France par le professeur KUHNHOLTZ-LORDAT ; les idées qu'il développait, de l'aveu même de Louis Ferdinand TESSIER (commentateur pour la *Revue* des questions relevant de la géobotanique), plongèrent les phytogéographes tendance FLAHAULT dans la plus profonde expectative[(6)]. En fait, KUHNHOLTZ-LORDAT estimait que la démarche "classique", suivie massivement par les forestiers et visant à lier une *association végétale* à une essence forestière, était une erreur : "*Il ne suffit pas d'envisager l'Association dans son état actuel ; il convient de ne pas perdre de vue que le tapis végétal évolue normalement vers un stade final souvent arborescent et que la nature du sous-bois est étroitement liée au mode d'exploitation bien plus que l'essence employée.*" [(7)]

---

(2) "Le mérite d'avoir montré aux forestiers le parti qu'ils peuvent tirer des données acquises par les botanistes, le mérite de leur avoir ouvert une voie nouvelle revient à M. FLAHAULT. Phytogéographe de haute compétence, il s'est initié à toutes les difficultés du problème du reboisement ; il a été le trait d'union entre le monde botanique et le monde forestier qui s'ignoraient, entre la science et l'art qui doit en être l'application." GUINIER Ph., 1913.– Les petits travaux de R.T.M. *In* : *Compte rendu des travaux du Congrès forestier international tenu à Paris du 16 au 20 juin 1913*. Publication du *Touring-Club de France*, Paris : 641.

(3) Jean Louis SALVADOR, 1877-1964. Entré premier de sa promotion en 1899 à l'École forestière, il connaîtra dans le "grand sud" de la France une carrière des plus brillantes ; nommé conservateur en 1926, il obtint le grade d'inspecteur général en 1938 et devint un an plus tard, adjoint au directeur général des forêts.

(4) Louis Ferdinand TESSIER, 1861-1941. De sa sortie de l'école en 1880 à sa retraite au grade de conservateur en 1927, L. F. TESSIER connut une longue carrière forestière jalonnée de nombreuses affectations (Nice, Barcelonnette, Bagnères-de-Bigorre, Clamecy...). C'était un fervent disciple de Charles FLAHAULT qu'il côtoya dans son travail et dont il sut se faire apprécier.

(5) ACOT P., 1993.– La phytosociologie de Zürich-Montpellier dans l'écologie française de l'entre-deux guerres. *Bulletin écologique*, 24 (1) : 52-56 (55).

(6) "La plaquette reproduisant cette conférence m'a été adressée par un camarade avec des points d'interrogations qui m'ont fort embarrassé. Je l'ai gardée dix-huit mois sur ma table et l'embarras ne s'est guère dissipé." TESSIER L. F., 1930.– Commentaires bibliographiques de la publication de G. KUHNHOLTZ-LORDAT, Les méthodes actuelles de la Géographie botanique ont-elles une portée pratique ? ; *Revue des Eaux et Forêts* (*R.E.F.*), 9 : 759-760 (759).

(7) TESSIER L. F., *ibid.* : 759.

Source : MNHN

Aussi, afin d'éviter les critiques des phytosociologues dynamistes, L.F. TESSIER recommandait à ses collègues de préciser à quel stade de développement correspondait chaque type d'association décrite. Mais il n'en réaffirmait pas moins, en guise de conclusion, son attachement à l'enseignement de Charles FLAHAULT. Il faut noter qu'en 1933, ce dernier signala qu'agriculteurs, forestiers, botanistes et bergers faisaient tous du dynamisme depuis bien longtemps, et sans le savoir, et que "*(...) comprendre les modifications de la végétation naturelle dues presque toujours à l'action de l'Homme (était) une question de géographie humaine.*" (8)

Par le biais de travaux réalisés en collaboration avec les Eaux et Forêts, l'enseignement de KUHNHOLTZ-LORDAT séduisit un petit nombre de forestiers renommés tels R. DUCAMP et A. JOUBERT. Ces derniers formèrent un mouvement considéré par Nancy comme dissident, "l'École de Nîmes", axant leurs conceptions sur l'observation des particularités écologiques et socio-économiques de la forêt méditerranéenne(9). Toutefois, les forestiers dynamistes affichèrent constamment des particularités forestières qui les détournèrent de l'enseignement de Josias BRAUN-BLANQUET, fondateur de l'école züricho-montpelliéraine(10).

Les adeptes de celui-ci étaient en fait très minoritaires, avec seulement deux forestiers de premier plan, le Conservateur PRIOTON et l'Inspecteur Général des Eaux et Forêts Max NEGRE(11). Basés dans le Sud-Est, leur collaboration avec la *S.I.G.M.A.* de BRAUN-BLANQUET *(Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine)* pour des études portant sur des problèmes de reconstitutions forestières les avait convertis à ce courant phytosociologique.

En fait, comme nous le verrons dans les paragraphes suivants, l'enseignement de BRAUN-BLANQUET était très mal perçu par les forestiers phytogéographes. Or, durant toute la période de l'entre-deux guerres, ces derniers contrôlaient la rubrique botanique de la *R.E.F.* ; pourtant, ils n'exercèrent pas de censure quant à la relation des nouvelles conceptions phytosociologiques. À titre d'exemple, en 1929, L.F. TESSIER réalisa une présentation bibliographique courte mais "neutre" d'un article du phytosociologue suisse Paul JACCARD, "Phytosociologie et Phytogéographie", et ce, bien que l'auteur eût signalé que son courant conduisait à reléguer à l'arrière plan la phytogéographie d'antan(12). Les commentaires devinrent cependant de plus en plus critiques au fur et à mesure du développement de l'audience des conceptions de BRAUN-BLANQUET.

Dans un premier temps, les forestiers phytogéographes n'osèrent pas critiquer directement cet enseignement, estimant n'avoir pas les connaissances nécessaires pour cela; aussi laissaient-ils les botanistes en découdre entre eux. La relation de la controverse entre l'Abbé Fournier et BRAUN-BLANQUET, permet de mieux saisir l'ambiance qui régnait alors au sein de la discipline géobotanique. En juillet 1928, A. FLAUGERE et R. DUCAMP(13) publiaient un commentaire bibliographique d'un article de l'Abbé FOURNIER intitulé "Qu'est ce que l'Association du hêtre ?". Ils se délectaient en fait des piques lancées par l'auteur contre les tendances contemporaines de la phytosociologie, et donc en premier lieu, contre l'école züricho-montpelliéraine; s'appuyant notamment sur les travaux de LÄMMERMAY, l'Abbé dénonçait la notion d'*association végétale*, "(...) *complexe essentiellement hétérogène, chancelant dans sa composition comme dans sa fidélité, transitoire dans le temps et dans l'espace.*" (14)

---

(8) FLAHAULT, Ch., 1933.– Commentaires bibliographiques de l'ouvrage d'Henri GAUSSEN, *Géographie des plantes*, collection Armand Colin, Paris, 1933; *R.E.F.*, 3 : 395-401 (401).

(9) "Ce sont les premiers à s'inspirer des théories sur la dynamique de la végétation, et à avoir de fait un raisonnement écologique (...). Après 1945, la dissidence est récupérée, et le fossé entre les deux "écoles" est comblé par le progrès des connaissances en écologie forestière." NOUGAREDE O., 1994.– L'équilibre agrosylvopastoral, premier essai de réconciliation entre l'agriculture et la forêt. *In* : *Agroforesterie en zone tempérée*, numéro spécial de la *Revue Forestière Française* : 165-178 (167).

(10) "La géobotanique restera, pour les forestiers, un appui précieux et constant; mais elle ne les dispensera pas de l'obligation de travailler et de chercher eux même (...). Ce qui doit importer pour nous, c'est d'abord la biologie des espèces, et en suite, ce qui est d'ailleurs différent, la biologie des associations (particulièrement des formations forestières) en *voie d'évolution.*" JOUBERT A., 1931.– Sur un essai de classification des groupements végétaux. *Bulletin de la Société forestière de Franche-Comté et des provinces de l'Est*, 9 : 156-160 (160).

(11) Max NEGRE, 1880-1960. Sorti de l'École de Nancy en 1902, il se retrouva dès 1905 confronté au problème du reboisement de la région sud-est; il en devint le grand spécialiste, en même temps qu'un admirateur inconditionnel de Georges FABRE dont il poursuivit l'œuvre au mont Aigoual. Hormis l'épisode de la Grande Guerre, il ne quitta jamais le sud du pays, avec notamment plusieurs nominations à la conservation de Nîmes.

(12) TESSIER, L.F., 1929.– Commentaires bibliographiques de l'article de Paul JACCARD, Phytosociologie et Phytogéographie, *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles*, 1928 (4); *R.E.F.*, 4 : 271.

(13) Roger DUCAMP, 1861-1938. Diplômé de l'Institut agronomique de Grignon, il incorpora l'École de Nancy en 1882. Après un long séjour en Indochine, il obtint le grade de conservateur en 1913, prenant sa retraite quatorze ans plus tard. Le nom de DUCAMP connaîtra une certaine célébrité grâce aux multiples polémiques qu'il entretiendra dans les colonnes de la *R.E.F.*, sur la nature de la propriété forestière privée mais aussi sur des études floristiques qu'il réalisa après son départ des Eaux et Forêts.

(14) DUCAMP, R. & FLAUGERE, A., 1928.– Commentaires bibliographiques de l'article de l'Abbé FOURNIER, Qu'est ce que l'Association du hêtre? *Bulletin de la Société botanique de France*, 1927 (5-6); *R.E.F.*, 7 : 457-460 (459).

Source : MNHN

Nos deux commentateurs apparaissaient en fait enchantés par ces controverses, rejoignant l'Abbé Fournier quand celui-ci terminait son ouvrage par une sévère critique à l'encontre de la terminologie phytosociologique (DUCAMP & FLAUGERE parlaient même de signes cabalistiques)[15]. De même, ils jugeaient guère novateurs les grands principes d'*association*, de *succession*, de *stade climatique*... "*lancés dans l'espace avec quelques grands fracas par les botanistes*", estimant en conclusion de leur commentaire qu'un bon forestier n'avait pas besoin d'être un expert en botanique.

Il est à noter que ce même article de l'Abbé FOURNIER donna lieu trois ans plus tard à une deuxième présentation dans la *R.E.F.* par Louis Ferdinand TESSIER. Le commentaire à deux reprises d'un même travail, en l'espace de quelques années, constitue un fait réellement exceptionnel qui semble traduire une tentative de réaction à la propagation des idées phytosociologiques de la part de certains forestiers phytogéographes. Or, curieusement, en août 1933, la phytosociologie était citée dans la *Revue* comme un apport très important pour la science forestière : "*Pour bien saisir les problèmes fondamentaux de la biologie forestière, il n'y a qu'un chemin bon à suivre ; celui-ci n'est certes ni court, ni commode ; et il passe par la phytosociologie.*"[16]

Il ne faut surtout pas rapidement tirer de conclusions hâtives de cette affirmation : si la phytosociologie était désormais reconnue, les forestiers n'entendaient pas sacrifier leur culture professionnelle au profit des nouvelles notions issues des différents courants de la géobotanique, telles que le *climat interne* (FOURNIER), *l'ambiance vitale* (DUMAS), la *force organisatrice* (COTTA) ou encore le *climax* (BRAUN-BLANQUET). En fait, comme nous le montre ci-après l'expérience du massif de La Valbonne, les forestiers phytogéographes et les dynamistes s'allièrent pour dénier à l'enseignement de BRAUN-BLANQUET toute portée forestière.

LA CRÉATION DES RÉSERVES FORESTIERES : LE CAS DU MASSIF DE LA VALBONNE

Alors que les études de géobotanique se multipliaient en France depuis le début des années vingt, les forestiers regrettaient ouvertement de ne pas y être suffisamment associés : "L'absence des spécialistes et des expérimentateurs, en effet, enlève le poids des références nécessaires aux études poursuivies par les phytogéographes."[17] La mise en place en 1933 de réserves forestières allait leur donner l'occasion rêvée de confronter leurs conceptions "pratiques" aux enseignements scientifiques d'origine universitaire.

À l'instigation de Max NEGRE et sur proposition du directeur général des Eaux et Forêts, CHAPLAIN, le ministère de l'agriculture instituait six réserves forestières, appelées familièrement "les réserves cévenoles", deux dans le Gard, Peyrehesse et La Valbonne, les quatre autres dans l'Hérault, Héric, Courcol, Lagre et Cabarétou. L'objectif de ces créations consistait à étudier, par le biais de collaborations entre forestiers et universitaires, l'évolution "naturelle" du milieu forestier méditerranéen une fois l'arrêt de toute intervention anthropique.

L'expérience du massif forestier de La Valbonne reste primordiale dans l'évolution de la botanique forestière, et ce, pour deux raisons principales : sur les six réserves créées, seule cette dernière donna lieu à une étude complète réalisée par les forestiers A. FLAUGERE & A. JOUBERT, en collaboration avec un phytogéographe, G. KUHNHOLTZ-LORDAT, et un géologue, P. MARCELLIN, conservateur du Muséum d'Histoire Naturelle de Nîmes, chargé de l'étude pédologique[18]. Les cinq autres réserves ne connurent finalement que des ébauches d'études[19]. De plus, aux dires d'A. FLAUGERE, c'était la première fois que des universitaires étaient invités officiellement à collaborer avec des forestiers[20].

Si en février 1933 le commentateur de la *Revue,* H. de BRUN, applaudissait cette initiative, il n'en contestait pas moins fermement le fait que les résultats de l'étude

---

[15] "Une terminologie spéciale surabondante est pour les idées un linceul de mort" (...) Les forestiers que ces questions intéressent ne seront pas les derniers à applaudir à un retour à une terminologie simplifiée." DUCAMP, R. & FLAUGERE, A., *ibid.* : 460.

[16] DUCAMP, R., 1933.– L'esprit de Nancy. *R.E.F.*, 9 : 611-619 (619).

[17] JOUBERT A. & BUROLLET P. A., 1934.– Biologie et rôle forestier des cyprès. *R.E.F.*, 4 : 245-252 (251).

[18] FLAUGERE A., JOUBERT A., KUHNHOLTZ-LORDAT G. & et Marcellin P., 1931.– *L'enseignement de la forêt de Valbonne. Annales de l'École nationale d'agriculture de Montpellier*, 253 p.

[19] C'est le cas de la réserve de LAGRE, dont le suivi avait échu aux forestiers d'obédience phytosociologique : "De nombreux savants français et étrangers, botanistes, forestiers, entomologistes, connaissent la forêt où nous avons eu l'insigne honneur de conduire ensemble, en 1928, les professeurs HICKEL, FLAHAULT et GUINIER. Plus tard, nous avons bénéficié des leçons de J. BRAUN-BLANQUET, de DELMAS, entomologiste à l'École nationale d'agriculture de Montpellier, et surtout de M. NEGRE. Mais le temps libre, et les circonstances peut-être, ont manqué pour qu'on réédite, en ce lieu, les travaux d'équipe de Valbonne, avec des conclusions différentes, qui sait? " PRIOTON J., 1951.– Les réserves de reconstitution forestière. Revue Forestière Française, 1 : 1-20 (10).

[20] "C'est un honneur que nous devons à la réputation de haute dignité et de haut mérite du corps forestier, que d'avoir vu répondre à notre appel de collaboration, en acceptant de nous confier des travaux, des personnalités scientifiques honorablement connues et réputées, telles que MM. KUHNHOLTZ-LORDAT & MARCELIN." FLAUGERE A., 1931.– In Limine. *In* : FLAUGERE, A., JOUBERT A., KUHNHOLTZ-LORDAT, G. & MARCELLIN P., 1931.– *L'enseignement de la forêt de Valbonne. Op. cit.* : 55-65 (65).

Source : MNHN

de La Valbonne puissent révolutionner la sylviculture méridionale :

> *"Si le résultat devait être seulement de satisfaire une curiosité de savants, il décevrait nos espérances et il serait à craindre que le zèle mis au service de la science ne nuisît au service tout court. Cela ne sera pas, évidemment, en dépit des difficultés, grâce au dévouement toujours constant du personnel et grâce au sens forestier qui reprend toujours le dessus, en dépit des théories. Enfin, il faut reconnaître que la pratique forestière n'a jamais, même aux époques passées, exclu la recherche scientifique, sous une forme ou sous une autre. La phytosociologie existait depuis longtemps sous un nom différent, ainsi que d'autres sciences récemment baptisées."*[21]

En fait, c'était la remise en cause de l'ancien aménagement domanial qui dérangeait fortement l'auteur de ces critiques. Les responsables de l'expérimentation désiraient modifier du tout au tout "les errements sylvicoles" passés, c'est-à-dire l'aménagement forestier en taillis-sous-futaie ; or, H. de BRUN avait été en poste à La Valbonne de 1905 à 1914... D'où les réserves émises par notre forestier : "*La nouvelle forêt pourra être belle et ne pas rapporter grand-chose : hélas, le plaisir des yeux n'est pas tout et l'on ne peut transformer tout le territoire forestier en parcs ou en forêts de protection.*" [22]

Deux mois plus tard, l'analyse du forestier dynamiste Roger DUCAMP était beaucoup plus favorable. L'Administration classait le massif de La Valbonne comme réserve d'étude biologique, annonçant désormais faire passer au second plan "la matière et l'argent" dans l'objectif d'aménagement :

> "*Selon l'esprit de Nancy (sic), le massif va être porté en avant vers la futaie en sacrifiant la question d'argent, de revenu (...). Il est ainsi permis de conclure que la décision de principe que vient de prendre le Directeur général des Eaux et Forêts, agissant à la manière française qui sait que la progrès n'est pas dans l'immobilité, a ouvert la voie "ici où nous sommes" à de nouvelles recherches qui, conduisant à de véritables découvertes pratiques, honoreront encore et davantage notre corps forestier français. Totus in illis.*"[23]

Cet épisode de la forêt de Valbonne permet en fait de mettre en évidence des divergences importantes entre les forestiers dynamistes, JOUBERT, FLAUGERE, DUCAMP, et les phytosociologues de la *S.I.G.M.A.* Cet antagonisme les poussa à publier en 1933 un article entièrement consacré à la critique d'une étude de BRAUN-BLANQUET sur Les survivants des périodes glaciaires dans la végétation méditerranéenne (bulletin n° 16 de la *S.I.G.M.A.*)[24]. Le principal grief reposait sur le fait que les dynamistes ne jugeaient pas fiables les espèces végétales *caractéristiques*, utilisées par l'école züricho-montpelliéraine dans leur méthode d'analyse de l'association végétale. Ils préféraient s'intéresser à la vitalité des espèces plus qu'à leur simple présence.

Les autres critiques adressées au courant sigmatiste nous semblent beaucoup plus mineures. Parmi celles-ci, nous pouvons souligner les divergences sur l'utilité des pins ; BRAUN-BLANQUET estime que ceux-ci, Sylvestre ou Salzmann, existaient bien dans la région méditerranéenne lors de temps géologiques anciens. Ils pourraient donc être désormais employés, de même que les pins d'Alep, dans les opérations de restauration du milieu forestier, en tant qu'essences *transitoires*[25]. Or, les forestiers dynamistes, et en premier lieu Roger DUCAMP, exécraient profondément les pins, jugés nuisibles à la pérennité d'un massif forestier de par leur très grande sensibilité aux incendies [26].

De même, BRAUN-BLANQUET était accusé de négliger "*la marche en avant des espèces, de proche en proche*" [27] au profit du rôle joué par le vent et la faune dans la dissémination des essences. Etc.

Dans un travail récent, Michel DUPUY attribue à l'origine suisse alémanique de Josias BRAUN-BLANQUET une grande importance dans le rejet par les forestiers français

---

[21] De BRUN, H., 1933.– Théorie et pratique. *R.E.F.*, 2 : 111-116 (114).

[22] De BRUN H., *ibid.* : 112.

[23] DUCAMP R., 1933.– Le bois domanial de la Chartreuse de Valbonne en réserve forestière. *R.E.F.*, 4 : 284-287 (285).

[24] DUCAMP, R., FLAUGERE, A. & KUHNHOLTZ-LORDAT, G., 1933.– Phytosociologie et science forestière - Hypothèses et réalités. *Annales de l'École nationale d'agriculture de Montpellier*, 11 : 20 p.

[25] "L'évolution progressive du *Cocciferetum romarinetosum* (association Chêne vert - romarin) peut facilement être activée par l'introduction du pin d'Alep, ce qui n'est pas le cas pour le *Cocciferetum brachypodietosum* (Chêne vert - brachypode) (...). Il est urgent de délimiter les territoires occupés par les deux sous-associations de la Cocciferaie et d'en faire le relevé cartographique. L'aménagement et le traitement forestier rationnel de chacune des deux sous-associations doit suivre des voies différentes." BRAUN-BLANQUET J., 1935.– Un problème économique et forestier de la garrigue languedocienne. Communication *S.I.G.M.A.*, n° 35 : 22 p. (21).

[26] DUCAMP, R., 1934.– Dans la sylve considérée sous ses formes naturelles permanentes, il ne saurait y avoir place pour les pins du stade régressif. Bulletin de la *Société forestière de Franche-Comté et des provinces de l'Est*, 6 : 383-390.

[27] DUCAMP, R., FLAUGERE, A. & KUHNHOLTZ-LORDAT, G., 1933.– Phytosociologie et science forestière - Hypothèses et réalités. *Op. cit.* : 5.

Source : MNHN

de son enseignement[28]. Or, durant les années trente, le caractère germanophobe était relativement peu présent parmi les forestiers scientifiques. De plus, dans le cas de BRAUN-BLANQUET, nous n'avons jamais relevé de telles insinuations. En fait, nous pensons que l'aversion tenace des forestiers dynamistes ou même phytogéographes envers l'école züricho-montpelliéraine provient essentiellement des recommandations d'ordre cultural que ce dernier n'oubliait jamais de préciser dans la conclusion de ses études[29]. C'était méconnaître totalement la mentalité forestière, qui transparaît dans l'extrait suivant : "*Quant il est sur le terrain, le forestier "sent" l'orientation à donner à son action; il est guidé par un "instinct", synthèse de science et d'empirisme, qui ne le trompe guère, quand cet instinct est le fait de la réflexion mise au service d'une bonne éducation forestière et d'une constante observation de la nature.*" [30]

Dans ses collaborations avec les forestiers, KUHNHOLTZ-LORDAT avait su en revanche éviter ce travers en laissant la rédaction de la partie aménagement aux seuls forestiers, qui lui en seront reconnaissant :

> "*Le forestier est lui aussi tenu de faire appel à ces spécialistes que sont notamment le géologue-pédologue et le phytosociologue; il tend ainsi à faire de son art, un art scientifique, s'éloignant d'autant plus de l'empirisme qu'il acquiert plus de certitude; mais comme le médecin traitant, il est seul qualifié pour prescrire le traitement. Le vieil adage ne ment pas : "A chacun son métier."* [31]

LES FORESTIERS ET L'ÉCOLOGIE

Bien que présente dès le tournant du XIX[e] siècle dans les écrits de Charles FLAHAULT, la notion d'*écologie* (Ernst HAECKEL, 1866) n'apparaît que tardivement dans la littérature forestière française. Nous la retrouvons citée pour la première fois dans un article de Philibert GUINIER datant de 1913; il définit alors (très succinctement) l'écologie comme une branche de la géobotanique "*ayant spécialement pour objet les relations des plantes avec le milieu extérieur*" [32].

L'écologie, si présente de nos jours dans un très grand nombre de discours, n'était dans cette période de l'entre-deux guerres, qu'un courant scientifique naissant; FLAHAULT, peu de temps avant sa disparition, considérait la science écologique "(...) *née peut-être de la faillite de cette physiologie qui prétendait enfermer la vie dans un laboratoire ou sous cloche.*" [33]. Selon l'auteur, elle avait obtenu quelques beaux succès, mais il estimait qu'elle ne devait pas se hâter et prétendre "précipiter les solutions"; en fait, pour FLAHAULT, elle se rattachait simplement à la géographie. Aussi, à l'exemple du grand maître, les forestiers français ne s'y intéressèrent guère, les rares travaux conjuguant l'écologie et la sylviculture étant d'origine étrangère, et principalement allemands ou d'influence germanique.

Les études réalisées au début du siècle par le finlandais CAJANDER représentent à notre sens les premiers travaux de botanique forestière s'inscrivant dans cette démarche écologique. Ancien élève du biogéographe norvégien NORRLIN et du célèbre professeur de sylviculture Heinrich MAYR de l'Université de Munich, il publia en allemand entre 1909 et 1913 dans la revue finlandaise *Acta forestalia fennica* le résultat de ses premières recherches, sous le titre *Über die Waldtypen* (Sur les types de forêts). L'auteur définissait pour les forêts de Finlande des critères se voulant "objectifs et visibles" de la fertilité des stations, relevant l'existence d'une corrélation étroite entre le degré de fertilité et la présence de certaines espèces du tapis végétal. Les forêts étaient ainsi scindées en trois groupes, les forêts sans valeur (waste lands), les forêts pauvres et les forêts fertiles. À l'intérieur de ces trois types, CAJANDER distinguait de nombreux *sous-types,* selon les indicateurs de la végétation herbacée, type à fougère, type à géranium, type à myrtille... Chacun d'eux correspondait aussi à des caractéristiques pédologiques particulières; ainsi, le type *Calluna* (bruyère callune) était commun sur les sols sablonneux de la partie méridionale de la Finlande. Pour chaque type ainsi défini et grâce à un réseau de 467 placettes d'essai disposées dans tout le pays, CAJANDER pouvait préciser en 1926 une productivité moyenne à attendre, selon l'essence forestière dominante et son âge.

Ces travaux furent rapidement connus, mais accueillis avec guère d'enthousiasme par la foresterie française; la classification utilisée était jugée comme trop complexe et

---

[28] DUPUY, M., 1992.– L'écologie dans l'enseignement forestier. *In* : *Enseigner et apprendre la forêt - XIX-XX[e] siècle*. L'Harmattan, collection Alternatives rurales, Paris : 15-25.

[29] "A double point de vue rendement et conservation, une futaie de Pin d'Alep (ou de Pin pignon dans les sables), combinée au taillis de chêne vert clairiéré, paraît donc être la solution désirable." BRAUN-BLANQUET, J., 1932.– Les survivants des périodes glaciaires dans la végétation méditerranéenne du Bas Languedoc - Leur valeur indicative et leur signification pratique. Communication *S.I.G.M.A.*, Montpellier : 10 p. (p. 10).

[30] FLAUGERE A., Joubert A., KUHNHOLTZ-LORDAT G. & et Marcellin P., 1931.– *L'enseignement de la forêt de Valbonne. Op. cit.* : 229.

[31] DUCAMP, R., FLAUGERE, A. & KUHNHOLTZ-LORDAT, G., 1933.– Phytosociologie et science forestière - Hypothèses et réalités. *Op. cit.* : 17.

[32] GUINIER, Ph., 1913.– Les petits travaux de R.T.M. *Op. cit.* : 641.

[33] FLAHAULT, Ch., 1933.– Commentaires bibliographiques de l'ouvrage d'Henri GAUSSEN, *Géographie des plantes*. *Op. cit.* : 395.

Source : MNHN

peu adaptée à la diversité des milieux forestiers français [34]. De plus, le fait que le classement s'effectuait non pas à partir de l'essence forestière mais grâce à la végétation arbustive ou herbacée, constitue à notre sens la raison déterminante de son utilisation limitée par les forestiers français [35].

Les Waldtypen de CAJANDER furent repris puis développés par le phytosociologue RUBNER, de l'école forestière de THARANDT, et par le professeur de l'école forestière d'Eberswalde, A. DENGLER, dans un ouvrage devenu célèbre, *Waldbau auf ökologischer Grundlage* (La sylviculture basée sur l'écologie). Cet ouvrage donna lieu à un commentaire très critique de Gustave HUFFEL pour la *Revue* ; en fait, la notion d'écologie, représentant 265 pages sur les 560 totales de l'ouvrage, n'intéressait guère le commentateur français qui s'attacha uniquement à relever les points de détail qui lui paraissaient erronés [36].

CONCLUSION : L'ANALYSE DE LA PRESSE SPÉCIALISÉE PERMET DE METTRE EN ÉVIDENCE LES PARTICULARISMES DE LA BOTANIQUE FORESTIÈRE FRANÇAISE

Le plus souvent entrepris en collaboration avec des universitaires renommés (FLAHAULT, GAUSSEN, BRAUN-BLANQUET), les recherches en géobotanique d'origine forestière démontrent un souci de recherche évident, qui dépasse de loin la simple reproduction à l'identique d'études déjà existantes. Cependant, les forestiers français "botanistes" ne cessèrent de revendiquer un particularisme qui repose sur tout un ensemble de facteurs.

Un rejet tenace de la phytosociologie sigmatiste

La phytogéographie était nettement préférée aux autres courants botaniques. Nous pensons que cette prédominance s'explique en premier lieu par l'origine française des théoriciens de premier plan de ce courant botanique, Charles FLAHAULT puis Henri GAUSSEN. Au contraire, l'écologie ou la phytosociologie étaient développées principalement par la recherche universitaire de culture allemande (l'Allemagne mais aussi l'Autriche, la Tchécoslovaquie ou la Suisse). Dans ce dernier pays, les programmes de l'École polytechnique forestière de Zürich consacraient une part importante à l'étude de la phytosociologie :

"*La sylviculture n'est rien d'autre que de la phytosociologie appliquée, et les opérations du traitement sont des essais phytosociologiques tendant à ce but économique de conserver les peuplements forestiers en état de produire, d'une manière soutenue, le meilleur rendement possible, en qualité comme en quantité.*"[37]

BRAUN-BLANQUET, ignoré par la quasi-totalité des forestiers français, allait tisser des relations plus fructueuses avec certains de leurs collègues suisses, autrichiens, italiens et allemands, et notamment dans ce dernier pays, avec la *Société de phytosociologie forestière* du professeur RUBNER, de même que le professeur de sylviculture HARTMANN, de Hann-Münden. Aussi, en 1946, le célèbre forestier suisse E. BADOUX s'étonnait ouvertement de la méconnaissance des forestiers français envers les travaux de BRAUN-BLANQUET, dont le laboratoire était pourtant basé à Montpellier. Il expliquait ce phénomène par la nature très différente des forêts suisses et françaises ; les forêts suisses avaient alors une composition qu'il jugeait beaucoup plus artificielle, ce qui posait le problème de leur recomposition "naturelle". Au contraire, les forêts françaises auraient subi un traitement beaucoup plus "naturel", permettant le maintien de "*la composition floristique déterminée par la station*" [38] ; aussi, E. BADOUX estimait que l'enseignement de BRAUN-BLANQUET avait une portée pratique beaucoup plus limitée dans le cas de ces forêts.

Cet avis autorisé vient en fait s'ajouter à la longue énumération déjà exposée des facteurs pouvant expliquer ce rejet de l'enseignement züricho-montpelliérain, bien présent jusqu'à la fin des années soixante dans les écrits de nombreux forestiers français : "*Si chacun veut mettre du sien, forestiers et phytosociologues peuvent arriver à s'entendre : il est vrai que ces derniers n'ont encore rien inventé puisqu'ils n'ont fait que décrire pièce par pièce et de façon très littérale d'ailleurs, des morceaux isolés des grands ensembles.*" [39]

---

[34] "Qu'en raison de l'uniformité du relief du sol et de la végétation dans les forêts de la Finlande, il soit présumable que le classement des types de forêt sera plus difficile dans nos Alpes et nos Pyrénées, j'y souscris." TESSIER, L. F., 1929.– Commentaires bibliographiques de l'ouvrage d'A. K. Cajander, *The theory of forest types*, Helsinki, 1926. *R.E.F.*, 3 : 197-199 (199).

[35] Selon Léon SCHAEFFER, elle inspira néanmoins les travaux de SARGOS, consacrés à la production de la forêt landaise (*R.E.F.*, 1938 : 40), et d'ALVERNY, sur la typologie des forêts jardinées (*R.E.F.*, 1930 : 396). SCHAEFFER L., 1944.– Les types de forêt de Cajander. *R.E.F.*, 5 : 245-263 (262).

[36] "Dans la description détaillée de la répartition des essences pour les différents pays de l'Allemagne, nous voyons figurer l'Alsace-Lorraine ; dans tout son livre, M. DENGLER ignore la restitution faite à la France par le traité de Versailles." HUFFEL, G., 1931.– Commentaires bibliographiques de l'ouvrage d'A. DENGLER, *Waldbau auf ökologischer Grundlage*, Berlin, 1930. *R.E.F.*, 5 : 427-435 (431).

[37] KOCH, W., 1944.– La phytosociologie et la forêt. Traduction de E. BADOUX, *Journal Forestier Suisse*, 9-10 : 198- 203 (200).

[38] BADOUX, E., 1946.– Les principales associations végétales du plateau et du Jura vaudois. *In* : *Livret du Cinquantenaire de Société forestière de Franche-Comté et des provinces de l'Est*. Éditions Rieben, Besançon : 163-169 (163).

[39] MOREAU, R. & SCHAEFFER, R., 1968.– Les forêts du Doubs et leur climax. *Annales littéraires de l'Université de Besançon*, 88 : 282-303 (287).

Source : MNHN

Phytogéographie, néo-lamarckisme et vitalisme

En France, les idées de LAMARCK, à travers le courant néo-lamarckien, étaient prédominantes au sein des botanistes et biologistes français, de la fin du XIX[e] siècle à la Seconde Guerre mondiale. Pour le domaine forestier qui nous intéresse, nous pouvons supposer qu'il en était de même, de par l'influence des néo-lamarckiens phytogéographes Gaston BONNIER et Charles FLAHAULT sur la recherche forestière française.

Toutefois, cette prédominance néo-lamarckienne n'a pas provoqué un rejet total des théories darwiniennes. Les forestiers français prirent connaissance de ces travaux, qu'ils relatèrent, par ailleurs, avec enthousiasme[40] ; mais à l'exemple du monde scientifique français, ils se contentèrent d'introduire dans un discours d'obédience lamarckienne les notions darwiniennes d'*adaptation* et de *sélection naturelle*[41]. Le fait que chez LAMARCK l'individu soit le produit d'une histoire, au contraire des conceptions de DARWIN et de WEISMANN, a sûrement dû plaire aux forestiers, habitués à la gestion prudente et à très long terme du mode d'aménagement dit de la Futaie Régulière. Désormais, les travaux néo-lamarckiens français (COSTANTIN, COSSON, GIARD, BLARINGHEM) ou étrangers (KLEBS) auront la préférence de l'École de Nancy, et ce, à l'exemple du monde scientifique national[42].

À la même période, on assiste aussi à une réapparition des idées vitalistes, notamment chez ces mêmes néo-lamarckiens[43]. Du XVII[e] siècle jusqu'au début du XIX[e], le *principe vital*, échappant à la fois au déterminisme de la matière et au spiritualisme, était défendu en France par l'école de médecine de Montpellier, en opposition aux théories du *mécanisme*. Mis à mal au siècle passé, le courant vitaliste avait disparu au profit d'une explication de l'être vivant "(...) *qui ne voulait avoir recours qu'aux principes physico-chimiques connus*"[44]. Or, les concepts de la botanique forestière française, tels que la *force vitale*, l'*ambiance vitale* ou le *climat interne*, relèvent de ces idées vitalistes ; ces dernières nous apparaissent en fait comme le résultat de la persistance, au sein de la botanique "dynamique" (en opposition à la simple botanique systématique), de nombreuses "zones d'ombre" non encore élucidées par les scientifiques. Aussi, de telles notions, qui rappellent fortement les *Mystères de la Nature* chers aux forestiers, ne pouvaient que séduire le corps professoral des Eaux et Forêts.

Cette persistance des conceptions vitalistes au sein de la discipline forestière s'explique de même par l'influence importante jouée par le célèbre biologiste français Lucien CUÉNOT sur la recherche forestière française. Réalisant toute sa carrière scientifique à l'Université de Nancy, il forma, à partir de 1904, de nombreux membres du personnel enseignant de l'École et de la *Station de recherches forestières*, dont Philibert GUINIER, son futur directeur pour toute la période de l'entre-deux guerres[45]. Il est en fait très difficile de classer Lucien CUÉNOT parmi les principaux courants scientifiques de l'époque. Ce dernier niait l'action formatrice du milieu sur l'évolution des êtres vivants (néo-lamarckisme), tout en avançant la notion de *préadaptation* : ceux-ci ne pourraient subsister dans un milieu nouveau ou qui se modifie graduellement qu'à condition de posséder en eux des mécanismes d'adaptation nécessaires et suffisants pour ce nouveau milieu. Son discours évolua progressivement vers l'existence d'un *anti-hasard* (le hasard étant étroitement lié à l'enseignement de DARWIN) qui nous apparaît en fait comme la persistance d'idées

---

[40] "La théorie de DARWIN occupe aujourd'hui, à juste titre, l'attention des savants : ceux même qui ne se laissent pas séduire par les conceptions brillantes du célèbre naturaliste anglais ne peuvent s'empêcher d'admirer l'immense quantité de faits curieux et intéressants qu'il a réunis et la justesse de plusieurs conséquences qu'il en a tirées." JOLYET F., 1869.– DARWIN. *R.E.F.*, 10 : 340-346 (340).

[41] "Entre les brins serrés outre mesure a donc dû s'établir, suivant l'expression de DARWIN, "la lutte pour la vie" ; ils se sont affamés réciproquement par les racines en même temps qu'étouffés par la racine ; et, dans l'état de souffrance où ils se trouvaient, une année de sécheresse, une invasion de chenilles (accidents auxquels les arbres vigoureux auraient facilement résisté) ont suffi à les faire périr en masse." JOUBAIRE, A., 1874.- Les sols forestiers. *R.E.F.*, 10 : 345-362 (361).

[42] "Nulle part l'on ne connut, comme en France, une persistance prédominante du néo-lamarckisme tardif et hyper-tardif jusqu'à la fin de la deuxième guerre mondiale avec des séquelles jusqu'à aujourd'hui." BUICAN, D., 1989.– *La révolution de l'Évolution*. Presses Universitaires de France, Paris : 339 p.

[43] "(...) les idées anti-mécanistes de BORDEU et BARTHEZ se retrouvent chez celles de LAMARCK et notamment, dans le néo-lamarckisme (plus largement le néo-transformisme) qui insistent sur la spontanéité interne de la vie, sur une finalité qui lui est propre, y compris lors de l'adaptation." BERDOULAY, V. & SOUBEYRAN, O., 1994.– Tourisme de santé et capital scientifique : une histoire à revisiter. *In* : *Nature de la santé, santé de la Nature*, numéro hors série de la *Revue de géographie alpine*, sous la direction de J.-P. GUÉRIN & J.-C., LÉVY, Grenoble : 41-61 (52).

[44] PINCHOT, A., 1994.– L'inné et l'acquis. *Trans-disciplines, Revue du Groupe de réflexions transdisciplinaires*, 10 : 5-10 (8).

[45] "CUÉNOT a puissamment agi sur ceux qui ont eu charge de former des promotions successives de jeunes forestiers à la compréhension de la vie de la forêt et des eaux douces : il a été leur maître en biologie et les anciens élèves de l'École sont, en quelque sorte, ses élèves au second degré. Il a droit à prendre place parmi les artisans de la formation intellectuelle du corps forestier." GUINIER, Ph., 1954.– Nécrologie de Lucien CUÉNOT. *Revue Forestière Française*, 3 : 161-164 (164).

[46] "CUÉNOT a été ainsi amené à discuter les théories qui se heurtent pour l'explication des choses de la nature, mécanicisme et finalisme. Sous l'empire de ce qu'il a dénommé "l'inquiétude métaphysique", il a quitté le domaine strict de l'observation et de l'expérience pour, suivant les termes de M. JAVILLIER, "s'aventurer sur le terrain de la métaphysique avec tout l'effort de son intelligence et de son sentiment"." GUINIER Ph., *ibid.*, p. 161.

Source : MNHN

vitalistes[46]. Aussi, bien que paradoxal à première vue, l'enseignement mendellien de Lucien CUÉNOT n'était pas antinomique avec les idées néo-lamarckiennes des botanistes forestiers français, les deux courants se retrouvant dans leurs conceptions finalistes.

La prépondérance des savoirs disciplinaires

Conformément à un enseignement forestier qui se voulait depuis ces débuts (1824) plus technicien que naturaliste, les forestiers privilégièrent constamment les enseignements disciplinaires ayant déjà fait leurs preuves au détriment des nouvelles notions de géobotanique : "*La classification des types de forêts, de la fertilité des sols forestiers d'après la méthode du professeur CAJANDER, la savante phytosociologie en thorologie sélective de M. Paul JACCARD sont assurément des bases de travail fort utiles pour le forestier; mais d'une utilité autrement primordiale et pratique est le sommier de contrôle.*" [47]

Ce particularisme se prolongea jusqu'au début des années soixante, le point de vue du botaniste différant de celui du forestier sur deux points principaux. En premier lieu, l'essence dominante, introduite par le forestier, était considérée par le botaniste comme étrangère à l'association (ce qui n'était pas le cas dans la botanique forestière). Il faut souligner que cette question avait déjà été soulevée durant l'entre-deux guerres : "*L'épicéa, employé à doses massives, est fort discuté. Lui aussi est un exotique, au moins sur la plus grande partie du pays. Mais qui est spontané ? qui est artificiel ? dans ces peuplements où l'intervention du régisseur est incessante et où la régénération naturelle n'est qu'un hasard parfois presque importun ?*" [48]

En second lieu, lors de l'étude floristique d'une station par la méthode des aires minimales, le botaniste ne choisit pas les espèces dites *caractéristiques* parmi les *constantes* et même parmi les constantes les plus vigoureuses : une espèce même rare peut être beaucoup plus liée à un milieu précis et elle acquiert de ce fait une plus grande valeur caractéristique qu'une espèce dominante. Or, l'enseignement forestier rejetait vigoureusement cette conception[49].

De même, les polémiques entre phytogéographes et phytosociologues se poursuivirent dans les colonnes de la *Revue,* à l'exemple des échanges quelque peu vifs entre Henri GAUSSEN et René MOLINIER (phytosociologue zürich-montpelliérain) à propos du *climax*.

Cette phase de maturation de la botanique forestière française durant la première moitié du XIX^{e} siècle n'en constitue pas moins, à notre sens, un événement important dans l'évolution de la géographie botanique, puis de la science écologique. Malgré les conflits et les rivalités multiples entre les différents courants, elle initia de nombreuses collaborations entre deux communautés qui s'ignoraient jusqu'ici, les scientifiques d'origine universitaire et les forestiers. Aux lendemains de la Seconde Guerre mondiale, il en découla directement de nombreuses recherches de tout premier ordre, dues entre autres à Henri GAUSSEN, Louis EMBERGER et Philippe DUCHAUFOUR. Aussi, à travers ces quelques lignes, il nous semblait important de pouvoir rendre un hommage mérité aux forestiers géobotanistes, certes peu nombreux, mais néanmoins de grande qualité.

BIBLIOGRAPHIE

ACOT, P., 1993.– La phytosociologie de Zürich-Montpellier dans l'écologie française de l'entre-deux guerres. *Bulletin écologique*, 24 : 52-56.

ARNOULD, P., 1991.– Climax, un concept à tout faire ? *Colloques phytosociologiques, XX, Phytodynamique et biogéographie historique des forêts, Bailleul* 1991 : 101-108.

BADOUX, E., 1946.– Les principales associations végétales du plateau et du Jura vaudois. *In : Livret du Cinquantenaire de Société forestière de Franche-Comté et des provinces de l'Est.* Éditions Rieben, Besançon : 163-169.

BERDOULAY, V. & SOUBEYRAN O., 1991.– Lamarck, Darwin et Vidal : aux fondements naturalistes de la géographie humaine. *Annales de Géographie*, 561-562 : 617-634.

BRAUN-BLANQUET, J., 1932.– Les survivants des périodes glaciaires dans la végétation méditerranéenne du Bas Languedoc - Leur valeur indicative et leur signification pratique. Communication *S.I.G.M.A.*, Montpellier : 10 p.

BRAUN-BLANQUET, J., 1934.– Association végétale climatique et climax du sol dans le midi méditerranéen. *Revue des Eaux et Forêts* (*R.E.F.*), 1 : 1-7.

BRAUN-BLANQUET, J., 1935.– Un problème économique et forestier de la garrigue languedocienne. *S.I.G.M.A*, 35 : 11-22.

CONRY, Y., 1974.– *L'introduction du Darwinisme en France au XIX^{e} siècle*. Vrin, collection L'histoire des sciences, Paris : 480 p.

[47] Le sommier de contrôle d'un peuplement forestier est un document dans lequel sont répercutées les opérations culturales réalisées (dégagements, éclaircies, coupes de régénération) ainsi que les produits exploités, les dépenses entreprises, les accidents subis par le peuplement (gelées, chablis, attaques parasitaires), etc. BUFFAULT, P., 1934.– Du sommier de contrôle. *R.E.F.*, 2 : 93-100 (100).

[48] D'ALVERNY, A., 1925.– Les forêts d'Alsace depuis 50 ans. *R.E.F.*, 8 : 347-363 (356).

[49] "A. LUQUET dans un travail fort intéressant sur les associations végétales du Massif des Monts Dores (1926) indique comme seule caractéristique exclusive de la sapinière, une petite orchidée qu'il a rencontrée deux fois seulement *Listera cordata* (...) Elle est donc caractéristique d'un milieu. Mais le forestier qui voit dans l'association un instrument de travail estime qu'une telle caractéristique est sans intérêt. Il attachera, par contre, beaucoup d'intérêt à la notion de constance, surtout lorsqu'elle est associée à la notion de vitalité bien négligée des phytosociologues, sans doute parce que difficile à estimer. De plus, une espèce caractéristique considérée isolément a rarement une signification précise ; un groupe d'espèces constantes est beaucoup plus significatif." ROL R., 1954.- Le forestier devant la phytosociologie. Communication inédite *In : L'écologie forestière enseignée par Philibert GUINIER*. E.N.G.R.E.F., Nancy, 1995 : 63-72 (71).

Source : MNHN

DROUIN, J.-M., 1991.– *L'Écologie et son histoire. Réinventer la nature*. Desclée de Brouwer, Paris. Réédition, Flammarion (Champs), Paris, 1993 : 213 p.

DROUIN, J.-M., 1994.– Histoire et écologie végétale : les origines du concept de succession. *Écologie*, 25 : 147-155.

BUICAN, D., 1989.– *La révolution de l'Évolution*. Presses Universitaires de France, Paris : 339 p.

DUCAMP, R., 1933.– Le bois domanial de la Chartreuse de Valbonne en réserve forestière. *Revue des Eaux et Forêts*, 4 : 284-287.

DUCAMP, R., 1934.– Dans la sylve considérée sous ses formes naturelles permanentes, il ne saurait y avoir place pour les pins du stade régressif. Bulletin de la *Société forestière de Franche-Comté et des provinces de l'Est*, 6 : 383-390.

DUCAMP, R., FLAUGERE, A. & KUHNHOLTZ-LORDAT, G., 1933.– Phytosociologie et science forestière - Hypothèses et réalités. *Annales de l'École nationale d'agriculture de Montpellier*, 11 : 20 p.

DUPUY M., 1992.– L'écologie dans l'enseignement forestier. *In* : *Enseigner et apprendre la forêt - XIX-XX^e siècle*. L'Harmattan, collection Alternatives rurales, Paris : 15-25.

FLAHAULT, Ch., 1899.– La géographie des plantes avec la physiologie pour base. *Annales de Géographie*, 39 : 193-206.

FLAHAULT, Ch., 1901.– La nomenclature de la géographie botanique. *Annales de Géographie*, 51 : 260-265.

FLAHAULT, Ch., 1906.– Les progrès de la géographie botanique depuis 1884. *Progressus rei botanica*, publication de l'*Association internationale des botanistes*, Gustave Fischer, Jena : 242-311.

FLAHAULT, Ch., 1931.– *A propos de la Géographie botanique des Causses*. Tiré-à-part du bulletin de la *Société languedocienne de géographie* : 12 p.

FLAHAULT, Ch., 1933.– Commentaires bibliographiques de l'ouvrage d'Henri Gaussen, *Géographie des plantes*, collection Armand Colin, Paris, 1933 ; *R.E.F.*, 3 : 395-401.

FLAUGERE, A., JOUBERT, A., KUHNHOLTZ-LORDAT, G. & MARCELLIN, P., 1931.– *L'enseignement de la forêt de Valbonne. Annales de l'École nationale d'agriculture de Montpellier* : 253 p.

FLICHE, P., 1909.– *Etude de géographie botanique*, Imprimerie Paul Nouel, Troyes : 109 p.

FLICHE, P., 1898.– Les naturalisations forestières en France et la paléontologie. *R.E.F.*, 7 : 382-396.

GAUSSEN, H., 1953.– La hêtraie sans hêtre. *Revue Forestière Française*, 10 : 650-653.

GUINIER, Ph., 1932.– Cours de géographie botanique. *In* : *L'écologie forestière enseignée par Philibert Guinier*. E.N.G.R.E.F., Nancy, 1995 : 72 p.

GUINOCHET, M., 1947.– Phytosociologie et sylviculture. Bulletin de la *Société forestière de Franche-Comté et des provinces de l'Est*, 4 : 149-158.

HUFFEL, G., 1931.– Commentaires bibliographiques de l'ouvrage de A.Dengler, *Waldbau auf ökologischer Grundlage*, Berlin, 1930. *R.E.F.*, 5 : 427-435.

JOLYET, F., 1869.– Darwin. *R.E.F.*, 10 : 340-346.

JOUBAIRE, A., 1874.– Les sols forestiers. *R.E.F.*, 10 : 345-362.

JOUBERT, A., 1931.– Sur un essai de classification des groupements végétaux. *Bulletin de la Société forestière de Franche-Comté et des provinces de l'Est*, 9 : 156-160

KOCH, W., 1944.– La phytosociologie et la forêt. Traduction de E. Badoux, *Journal Forestier Suisse*, 9-10 : 198- 203.

KUHNHOLTZ-LORDAT, G., 1936.– Reconstitution de l'ambiance perdue de la sylve méditerranéenne. *Annales de l'École Nationale d'Agriculture de Montpellier*, 2 : 103-112.

KUHNHOLTZ-LORDAT, G., 1958.– *L'écran vert*. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris : 253 p.

MOLINIER, R., 1954.– La hêtraie sans hêtre et l'étage du hêtre sans hêtre. *Revue forestière française*, 3 : 145-150.

NOUGAREDE, O., 1994.– L'équilibre agrosylvopastoral, premier essai de réconciliation entre l'agriculture et la forêt. *In* : *Agroforesterie en zone tempérée*, numéro spécial de la *Revue Forestière Française* : 165-178.

PRIOTON, J., 1951.– Les réserves de reconstitution forestière. *Revue Forestière Française*, 1 : 1-20.

PUYO, J.-Y., 1996.– *Aménagement forestier et enjeux scientifiques en France, de 1820 à 1940*. Thèse de doctorat nouveau régime, Université de Pau et des Pays de l'Adour : 602 p.

PUYO, J.-Y., 1996.– L'ouverture de l'enseignement forestier aux sciences naturelles et humaines. *Bulletin de la Société forestière de Franche-Comté et des provinces de l'Est*, 9 : 135-142.

ROL, R., 1954.– Le forestier devant la phytosociologie. Communication inédite *in* : *L'écologie forestière enseignée par Philibert Guinier. Op. cit.* : 63-72.

ROL, R., 1963.– La botanique forestière, son développement et son enseignement en France. *Bulletin de la Société forestière de Franche-Comté et des provinces de l'Est*, 2 : 8-18.

SCHAEFFER, L., 1944.– Les types de forêt de Cajander. *R.E.F.*, 5 : 245-263.

TESSIER, L.F., 1930.– Commentaires bibliographiques de la publication de G. KUHNHOLTZ-LORDAT, Les méthodes actuelles de la Géographie botanique ont-elles une portée pratique ? *R.E.F.*, 9 : 759-760.

TESSIER, L.F., 1929.– Commentaires bibliographiques de l'ouvrage d'A. K. Cajander, *The theory of forest types*, Helsinki, 1926. *R.E.F.*, 3 : 197- 199.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Thanks to the work of a small number of teachers from the Nancy Forestry School, such as Auguste MATHIEU, Paul FLICHE and Philibert GUINIER, French forest botany slowly took shape in the course of the last quarter of the 19th century. These scientists differed from other botanists in their interest in forest formation types, focusing on the tree as the central element of plant associations. This approach would gradually lead to the elaboration of an original disciplinary knowledge, combining the most modern botanistic notions and practical observations accumulated by generations of foresters.

This period also inaugurated the significant opening of the forestry training courses to the natural sciences (soil sciences, plant biology, entomology...). This movement prompted the multiplication of scientific exchanges between Nancy forestry teachers and French University lecturers like Charles FLAHAULT. Deeply interested in the forestry world, Charles FLAHAULT had initiated many experiments in collaboration with the Water and Forestry Board (Service des Eaux et Forêts) of the South-East at the turn of the 19th century. Moreover, he often welcomed young graduates from the Forestry School in his laboratory of the Hort-de-Dieu (located on the mount Aigoual) and introduced them to plant geography through his "field" approach to teaching. French forest botany was at last launched, and was to remain under the direct influence of Charles FLAHAULT during almost half a century.

Source : MNHN

Soon after the First World War, contributions to plant geography multiplied in the *Revue des Eaux et Forêts* (bulletin edited by the Water and Forestry Board), which was initially designed for the Forestry body executives. "Forest botanists" then belonged to either of three main streams: the "classical" phytogeographers in the footsteps of FLAHAULT, the "dynamist" phytogeographers from the Chicago School, and the phytosociologists of the Montpellier-Zürich School led by BRAUN-BLANQUET. BRAUN-BLANQUET's teachings were negatively perceived by the disciples of the first two trends. During the entire period between the two World Wars, classical and dynamist phytogeographers maintained their control over the botanical columns of the *Revue,* but did not censure the advertising of the new concepts presented by the phytosociologists. Commentaries, however, became more and more critical as BRAUNBLANQUET's ideas gained a larger audience. His vocabulary was judged too hermetic and his use of " characteristic" species for the analyses of plant associations was considered unreliable. We do not believe, however, that this opposition was caused by the Swiss-German origins of Josias BRAUN-BLANQUET, as recent publications profess. The firm position of the phytogeographers against the Montpellier-Zürich School appears to have been mainly caused by the practical forestry recommendations which BRAUN-BLANQUET never omitted to add in conclusion to his papers. This was misjudging deeply the engrained forestry belief that "only the forester knows what is best for his forest". In his collaborations with the Water and Forestry Board, KUHNHOLTZ-LORDAT had known enough to avoid this shortcoming, and had entirely left the writing of the management columns to the foresters, who will later be grateful for his gesture.

Generally undertaken in collaboration with authorities from the university, papers in forest geobotany clearly showed a real concern for research, far from the simple reproduction of preexisting studies. French "botanist " foresters nonetheless ceaselessly proclaimed a particularism which stemmed from the clear predominance of phytogeography in the forestry courses, interspersed with long-proven disciplinary knowledge. This situation prevailed until the beginning of the sixties, in particular in relation to the choice of "characteristic" species when establishing minimal surface areas, or to the presence of introduced tree species in the description of "plant associations".

This maturing phase of French forest botany, which took place during the first half of the 20th century, came to be a key episode in the evolution of plant geography and, later on, of ecology. In spite of the conflicts and rivalries between the different streams of thought, it fostered many collaborations between two communities which had until then ignored each other, the university scientists and the foresters. After the Second World War, many first-hand works issued directly from this confrontation, led by Henri GAUSSEN, Louis EMBERGER and Philippe DUCHAUFOUR.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (2) 1997 : 179-187

TYPOLOGIE BRYOLOGIQUE DES PELOUSES CALCAIRES EN PETITE CAMARGUE ALSACIENNE (HAUT RHIN, FRANCE) APPLIQUÉE À LA GESTION CONSERVATOIRE DES MILIEUX SEMI-NATURELS*

Alain VANDERPOORTEN[1] et Jean-Paul KLEIN[2]

[1] 36 avenue Den Doorn, B-1180 Bruxelles (Belgique)
[2] Centre d'Analyses et de Recherches, Département d'Hydrologie et d'Environnement
76, route du Rhin, B.P. 24 F-Illkirch CEDEX (France)

SUMMARY
(original scientific paper)

A BRYOLOGICAL SURVEY OF THE PETITE CAMARGUE ALSACIENNE (HAUT-RHIN, FRANCE) FOR THE ECOLOGICAL MANAGEMENT OF ITS CALCAREOUS GRASSLANDS
The Petite Camargue Alsacienne is an alluvial depression, disconnected from the Rhine since the 19th century. The habitats created by the river dynamics thus need a management of substitution in order to preserve the mosaic of natural biotopes, in particular the calcareous grasslands that are the most interesting habitats from a bryological point of view. The characterization of grasslands by the bryophytes is conducted through a quantitative analysis that shows significant differences. The results highlight the importance of dynamic recolonization processes rather than ecological factors such as differences between Mesobromion and Xerobromion. The bryological characterization of these alliances must be undertaken by means of phytosociological tables. This double approach shows the importance of grazing or mowing the fringe communities and the agricultural wastelands to prevent colonization by social phanerogams. It also shows that the mowing of the Mesobromion communities has to conciliate the opening of the grass layer with the preservation of sufficient cover to maintain the cool microclimate necessary for the cryptogamic therophytes.

KEY WORDS : Rhine - Petite Camargue Alsacienne - Calcareous grasslands - Vegetation dynamics - Ecological management - Bryophytes.

RÉSUMÉ
(article original)

La Petite Camargue Alsacienne est une dépression alluviale déconnectée du Rhin depuis le XIXe siècle. Ses milieux nés de la dynamique fluviatile demandent une gestion de substitution pour préserver la mosaïque d'habitats naturels parmi lesquels les pelouses calcaires sont les biotopes les plus riches d'un point de vue bryologique qualitatif et quantitatif. Les différents milieux herbacés ont été classés d'abord selon leur richesse spécifique par m². Trois groupes de milieux peuvent être distingués : les friches envahies par Solidago gigantea, *les friches récentes ainsi que les pelouses mésophiles ourlifiées ou de taille inférieure à 20 ares, les pelouses mésophiles et xérophiles fauchées de plus grande taille. Ce résultat montre l'importance des processus dynamiques de recolonisation sur la quantité de taxons par unité de surface. Il montre également que les plus petites pelouses sont des milieux qui n'ont par l'aire minimale nécessaire à l'affirmation du cortège bryophytique potentiel complet. Dans un second temps, la classification des relevés sur base de leur composition floristique au sein d'un tableau phytosociologique a permis de distinguer 5 groupes d'habitats : friches paucispécifiques de pleurocarpes envahies par* Solidago gigantea, *friches ouvertes riches en thérophytes, pelouses ourlifiées riches en pleurocarpes et pauvres en thérophytes et acrocarpes, Mesobromions caractérisés par des espèces comme* Fissidens dubius, Entodon concinnus *et la présence de thérophytes, Xerobromions caractérisés par des espèces comme* Racomitrium canescens *et* Pleurochaete squarrosa *ainsi que des* acrocarpes propagulifères. *Les gradients écologiques qui expliquent cette ségrégation sont à la fois la dynamique de la végétation (18,2 % de la variance floristique totale) et l'humidité du sol (12,8 % de la variance floristique totale). Cette démarche permet de préconiser des travaux de fauche ou le pâturage des secteurs ourlifiés, en friche ou récemment soustraits à l'agriculture afin de limiter l'envahissement par les néophytes monopolistes phanérogamiques. Elle montre également que la fauche pratiquée en Mesobromion doit concilier le dégagement de surfaces terreuses avec le maintien d'un couvert suffisant pour produire un microclimat frais nécessaire aux cycles biologiques des thérophytes cryptogamiques.*

MOTS CLÉS : Rhin - Petite Camargue Alsacienne - Pelouses calcaires - Dynamique de recolonisation - Gestion écologique - Bryophytes.

* Manuscrit reçu le 30 juillet 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 23 avril 1997.

Source : MNHN

INTRODUCTION

La gestion des espaces protégés nécessite une démarche écologique en vue d'une gestion intégrée pour conserver et/ou restaurer le patrimoine naturel. Cette démarche est notamment nécessaire pour comprendre la dynamique de la végétation survenue après les travaux de correction et d'endiguement des fleuves, qui modifient l'ensemble du bassin versant et notamment les milieux riverains contigus (PAUTOU & DÉCAMPS, 1985; DÉCAMPS & NAIMAN, 1989). Ceux-ci occasionnent la modification des processus géomorphologiques et une série de modifications dans la composition et la dynamique de la végétation ripicole. Conjugués à l'abandon de techniques agropastorales comme le fauchage des prairies humides qui entraînaient une dynamique végétale de substitution, elle cause la disparition de milieux d'un grand intérêt écologique (FOSSATI & PAUTOU, 1989, 1991). Les paysages de la Petite Camargue Alsacienne, une dépression alluviale du lit majeur rhénan, ont ainsi été façonnés depuis la déconnexion au fleuve débutée dès le XIX^{e} siècle. Pour recréer les conditions dynamiques disparues, un plan de gestion a été mis en place sur les 120 ha mis en réserve naturelle. Il est consacré au maintien de la diversité des biotopes de cette mosaïque alluviale (PREISS & KNIBIELY, 1995). L'intervention du gestionnaire a ainsi suscité une réponse de la végétation qui permet l'évaluation des procédés mis en œuvre et les éventuelles propositions de modification qui en découlent.

MÉTHODE ET CHOIX DES SITES D'ÉTUDE

GENESE ET ÉVOLUTION DE LA PETITE CAMARGUE ALSACIENNE

La Petite Camargue Alsacienne (FIG. 1) se situe dans l'ancien lit majeur du Rhin, au niveau du cône de déjection würmien constitué d'alluvions très grossiers. Avant les travaux de canalisation survenus dès le 19e, la dynamique fluviatile de crue et de décrue redistribuait les alluvions pour façonner un paysage mobile d'îles et de dépôts alluviaux. Les plus récents étaient colonisés par une végétation pionnière de pelouses primaires à thérophytes et plantes méditerranéennes ou steppiques (*Erucastrum nasturtiifolium, Campanula cochlearifolia, Gypsophila repens*...) (LAUTERBORN, 1910, 1926, 1941), les plus anciens par une végétation arbustive à *Salix daphnoides, S. nigricans, Myricaria germanica* et *Hippophae rhamnoides* (LAUTERBORN, 1910). Cuvettes et rives mouilleuses abritaient pour leur part une flore hélophytique comprenant *Typha minima, Scirpus mucronatus, S. triquetrus*... (LAUTERBORN, 1910). Depuis les travaux d'aménagement successifs, la dynamique fluviatile a été progressivement amoindrie pour être actuellement totalement inexistante; le paysage a également été profondément modifié. Privés de toute dynamique géomorphologique, les milieux pionniers ont ainsi naturellement eu tendance à évoluer vers la recolonisation ligneuse au détriment de la flore originelle dont certaines espèces comme *Scirpus triquetrus* ont probablement disparu (PHILIPPI, 1978). C'est pourquoi une gestion conservatoire a été mise en place sur les quelques 120 ha mis en réserve naturelle pour tenter de préserver ces milieux primaires secondarisés.

CHOIX DES BIOINDICATEURS ET DES MILIEUX ÉTUDIÉS

Les bryophytes ont été choisies comme descripteur du fonctionnement pour évaluer la gestion conservatoire car elles présentent des cycles biologiques complémentaires à ceux des phanérogames; elles comprennent en effet un premier groupe d'espèces pérennes observables et identifiables toute l'année, et un groupe de thérophytes hivernales ou vernales au déterminisme écologique bien précis. La nomenclature employée est celle de CORLEY *et al.* (1981), CORLEY & CRUNDWELL (1991) pour les mousses. Le traitement de FRISVOLL (1985) concernant *Ditrichum crispatissimum* et *D. flexicaule* n'a cependant pas été suivi car les caractères entre ces deux taxons, qui poussent d'ailleurs assez communément ensembles, transgressent, de telle sorte que seul *D. flexicaule* a ici été retenu. Le traitement d'OBERDORFER (1994) a été suivi pour les plantes vasculaires et celui de PURVIS *et al.* (1992) pour les lichens.

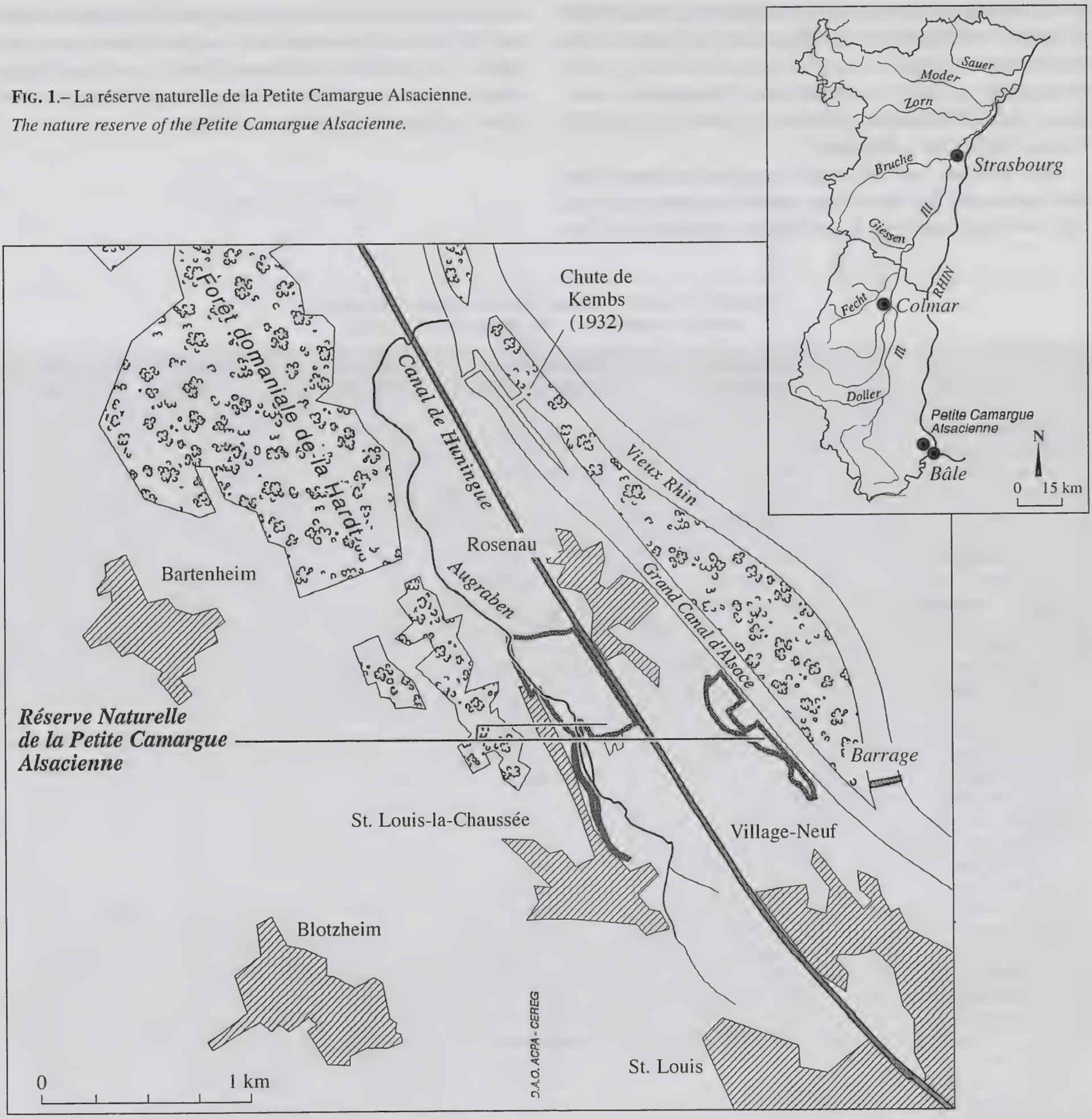
À l'issue de l'inventaire bryologique réalisé en Petite Camargue (VANDERPOORTEN *et al.*, 1996), certains habitats se sont distingués par la richesse qualitative et quantitative de leur bryoflore. De ce double point de vue, les pelouses calcaires sont apparues comme les milieux les plus riches du secteur. Il était donc logique de leur consacrer un effort d'analyse accru, d'autant plus que dans ce cas précis deux nouvelles problématiques sont venues se greffer :

- les pelouses calcaires de la Petite Camargue font actuellement l'objet d'une étude phytosociologique fine venant compléter les premiers travaux de HOFF (1977), étude à laquelle la strate muscinale est susceptible d'apporter de nouveaux éléments de description (WITSCHEL, 1993; OBERDORFER & KORNECK, 1978);

- les pelouses calcaires sont des milieux maintenant semi-naturels dont la gestion conservatoire, impérative aux yeux de tous, diffère dans sa réalisation, d'une part suivant les sensibilités des différents gestionnaires, avec les deux modalités classiquement discutées que sont le pâturage et le fauchage (BACON, 1990; LECOMTE *et al.*, 1995; VERBEKE, 1990), et d'autre part suivant les différents groupes systématiques choisis pour l'évaluer (MORRIS, 1990). Dans ce

Source : MNHN

FIG. 1.– La réserve naturelle de la Petite Camargue Alsacienne.
The nature reserve of the Petite Camargue Alsacienne.



contexte, une analyse bryologique peut apporter des éléments concrets de réflexion (VANDERPOORTEN, 1995). Elle s'intègre en outre en Petite Camargue dans un contexte d'acquisition de terres agricoles et de dynamique de la végétation parfois délicats à gérer.

MÉTHODES D'ANALYSE

Les populations de bryophytes en milieu herbacé ont été évaluées par l'échantillonnage stratifié de 40 placettes d'1 m^2 selon lequel des relevés aléatoires et simples ont été effectués dans 7 types d'habitats herbacés : les friches agricoles envahies par *Solidago gigantea*, les friches agricoles ouvertes, les Mesobromion de deux pelouses qui s'étendent respectivement sur moins de 20 ares (Mesobromion 1) et plus de 500 ares (Mesobromion 2), les Xerobromion de deux pelouses (Xerobromion 1 et 2) et les pelouses ourlifiées. Chaque placette a fait l'objet d'un relevé floristique complet, les espèces appartenant à des genres difficiles (par exemple *Bryum*) et indéterminables sur le terrain ont été systématiquement récoltées et sont conservées à BR. La répartition des bryophytes à l'intérieur de chaque placette est discontinue et hétéro-

Source : MNHN

gène, les mousses acrocarpes se regroupant de façon plus ou moins sporadique sur les surfaces de sol dénudé et les pleurocarpes parvenant à croître sous les touffes graminéennes. De ce fait, les coefficients d'abondance-dominance sont difficilement utilisables et seule la présence-absence des taxons a été notée.

Les résultats ont été traités selon une méthode tabulaire sigmatiste. Sur base d'une matrice espèces x relevés, cette méthode procède à une double classification des colonnes-relevés et des espèces-lignes de façon à rassembler les relevés présentant des cortèges floristiques similaires. Cette méthode correspond donc à une classification numérique qui tend à former des groupes d'espèces et de relevés tels que la distance euclidienne

$$d_{ii'}=\sqrt{\sum_{j=1}^{p} (x_{ij} - x_{i'j})^2}$$

TABLEAU I.– Classification numérique des espèces et des relevés.
Numerical classification of the species and the samples.

RELEVÉ ESPECE	2333323433 2896783025	22300022233022 69157857304614	11121111 46908357	0111 9012	0000 1234
Bryum ruderale	——1———	————————	———————	———	———
Bryum radiculosum	——11——-	————————	———————	———	———
Campylium stellatum	——1———	————————	———————	———	———
Encalyptra streptocarpa	———1——-	————————	———————	———	———
Bryum bicolor	———1——-	————————	———————	———	———
Tortella inclinata	———1——1-	————————	———————	———	———
Ditrichum flexicaule	-1111111—	————————	———————	———	———
Pleurochaete squarrosa	-1-1111111	1-1——1———-	———————	———	———
Racomitrium canescens	-11-1-1—-	————————	———————	———	———
Cladonia sg. cladina	-1———————	————————	———————	———	———
Peltigera rufecens	—1——————-	————————	———————	———	———
Barbula convoluta	—1111-11	1-1-1———1———	———11-	———	———
Thuidium abietinum	1111111—1	111——1-111——	———————	———	———
Hypnnum lacunosum	1—1—1111	————111-1-	———————	———	———
Bryum caespiticium	———1——	————1——	———————	———	———
Rhyttidium rugosum	111-1—11	————1-11	———————	———	———
Thuidium philiberti	———————	1—1-1———————	———————	———	———
Phascum curvicolle	———————	—1———————	———————	———	———
Campylium calcareum	———-1———	111——11—1——	———————	———	———
Ctenidium molluscum	———————	————1—1——	———————	———	———
Entodon concinnus	———11-1-	11111-11111—-	—1—-1-	———	———
Weissia longifolia	1——————-	—1-11————	———————	———	———
Fissidens cristatus	—-11———	11——111-111—	—-1———	———	———
Scleropodium purum	———————	1-1-1111111111	—111-1-	———	———
Plagiomnium affine	———————	11-111—11111-	11111111	———	———
Plagiomnium undulatum	———————	————————	1—-1—1	———	———
Homalothacium lutescens	———————	————————	-1———	———	———
Hypnum cupressiforme	———————	————————	—1———-	———	———
Weissia controversa	———111—1	111-1111-11—-	111-1—-	—1-	——-
Bryum rubens	———-1——-	111—1————	———1—1	1—-	———
Ceratodon purpureus	————1-1-	1———————	———————	1—1	———
Pottia lanceolata	———————	——1————	———————	1—-	———
Bryum capillare	———————	-1———————	———————	1—-	———
Amblystegium serpens	———————	————————	———————	—1-	———
Pottia intermedia	———————	————————	———————	-1-1	———
Funaria hygrometrica	———————	————————	———————	—-1	———
Weissia brachycarpa	———————	————————	———————	—1-	———
Barbula unguiculata	———————	————————	———————	11-1	———
Pottia truncata	———————	————————	———————	1—1	———
Phascum cuspidatum	———————	————————	————1	1-11	———
Eurhynchium hians	———————	————1————	———111-	———	-111
Calliergonella cuspidata	———————	————————	———————	———	—1
Brachythecium rutabulum	———————	————————	1111-1—	1111	1111

Relevés 01-04: friches agricoles envahies par *Solidago gigantea*; 05-08: pelouses mésophiles de surface inférieure à 20 ares; 09-12: friches agricoles ouvertes en jachère depuis au maximum trois ans; 13-20: pelouses mésophiles ourlifiées; 21-24: pelouse xérophile à *Anemone pulsatilla*; 25-31: pelouses mésophiles fauchées de surface supérieure à 500 ares; 32-40: pelouses xérophiles de fauche.

Source : MNHN

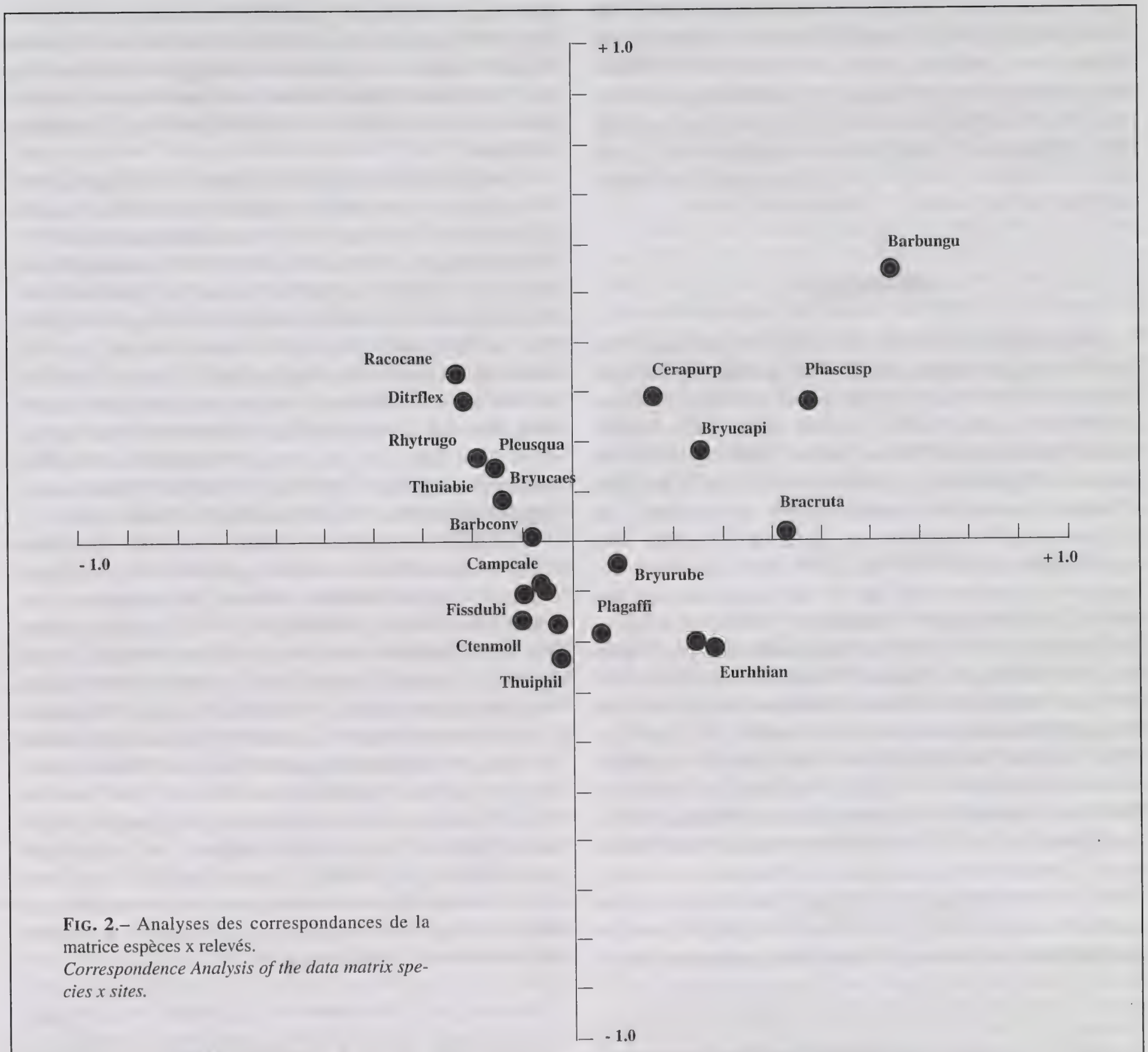


FIG. 2.– Analyses des correspondances de la matrice espèces x relevés.
Correspondence Analysis of the data matrix species x sites.

entre deux objets i et i' (par exemple deux relevés), x_{ij} étant l'observation relative à la variable "espèce" j sur l'objet "relevé" i, soit la plus petite possible entre les objets d'un même groupe et la plus grande possible entre les objets de groupes différents. Un programme de classification numérique particulièrement bien adapté à la phytosociologie (HILL, 1979a) a été utilisé pour classer la matrice espèces x relevés de départ. Le tableau organisé ainsi obtenu dégage les relevés de structure floristique voisine et donc d'écologie similaire. Les gradients écologiques expliquant cette classification peuvent être clairement mis en évidence par l'analyse des correspondances basée sur la matrice espèces x relevés dont les espèces relevées une seule fois ont été supprimées. Cette dernière technique, extension de la statistique descriptive, tend à condenser l'information rassemblée dans la matrice originale en construisant des axes qui sont des combinaisons d'espèces et de relevés, calculés de telle sorte que la dispersion des espèces ou des relevés le long d'un axe soit maximum (HILL, 1979b). Chaque axe explique donc une certaine fraction- appelée valeur propre- de la variance totale de la matrice de départ. La dispersion des espèces selon un axe correspond à un certain gradient écologique qu'il reste à interpréter sur base de l'écologie supposée connue des espèces ou des combinaisons d'espèces.

D'autre part, les différents milieux ont été étudiés sous l'angle de leur richesse floristique, c'est-à-dire du nombre d'espèces par placette d'échantillonnage. L'ana-

Source : MNHN

lyse de la variance à un critère de classification (habitat) et la comparaison de moyennes du nombre d'espèces par placette, deux méthodes basées sur l'étude de la variance intra-groupe et inter-groupes, ont été utilisées afin de tester si les moyennes du nombre d'espèces entre les différents milieux étaient significativement différentes, c'est-à-dire si la variance entre les groupes est significativement supérieure de la variance à l'intérieur des groupes.

RÉSULTATS

Sept milieux herbacés peuvent être distingués en Petite Camargue alsacienne, dans un gradient dynamique partant de la friche agricole jusqu'aux pelouses calcaires xérophiles ou mésophiles puis aux ourlets. Les échantillons issus de ces différents milieux sont repris dans le tableau I organisé de façon sigmatiste, où 5 groupes d'habitats peuvent être caractérisés par la bryoflore. Les friches agricoles envahies par *Solidago gigantea* sont négativement différentiées par leur extrême pauvreté floristique et ne comprennent que les deux pleurocarpes compétitives *Brachythecium rutabulum* et *Eurhynchium hians*. Les friches agricoles ouvertes se caractérisent par la présence de thérophytes comme *Phascum cuspidatum*. Les pelouses ourlifiées se distinguent par la présence de mousses pleurocarpes mésophiles comme *Plagiomnium affine*, la rareté des thérophytes et des espèces caractéristiques des pelouses calcaires comme par exemple *Thuidium abietinum* ou *Fissidens dubius* présentes dans le Mesobromion, où se rencontrent également des thérophytes comme *Weissia longifolia* et *Phascum curvicolle*. Enfin le Xerobromion est différencié par des bryophytes adaptées aux conditions particulièrement xériques, comme *Racomitrium canescens* et *Pleurochaete squarrosa*, par la présence d'acrocarpes gemmifères comme *Bryum rudelare* et *B. radiculosum* capables de survivre aux épisodes les plus xériques sous forme de propagules rhizoïdaux, et par la présence sporadique de mousses croissant sur les galets calcaires, comme *Tortella inclinata* et *Campylium stellatum*.

Les gradients écologiques expliquant la ségrégation de ces groupes se retrouvent en grande partie sur le premier plan factoriel de l'analyse des correspondances (FIG. 2). Le premier axe, qui restitue 18,2 % de la variance floristique totale, peut s'interpréter comme un gradient dynamique partant des friches envahies par *Solidago* et caractérisé par très peu d'espèces comme *Brachythecium rutabulum* et se terminant aux pelouses calcaires les mieux structurées. A ce niveau, le second axe, qui porte 12,8 % de la variance floristique totale, intervient comme un gradient d'humidité avec des espèces typiquement xérophiles comme *Racomitrium canescens* d'une part et des espèces hygrophiles comme *Plagionmium affine* d'autre part.

Du point de vue de la richesse spécifique par mètre carré, les échantillons issus des populations bryophytiques des sept types de milieux herbacés, de variances différentes (test FISHER de SNEDECOR), ont été traités par analyse de la variance selon le facteur fixe "habitat". L'analyse de la variance, robuste à la non égalité des variances des populations parent, a permis de rejeter l'hypothèse d'égalité des moyennes du nombre d'espèces par placette de façon très hautement significative ($p < 0{,}001$). Les différences ont été localisées par des test t de STUDENT (TAB. II) et ont permis de distinguer trois groupes d'habitats de richesse bryophytique similaire : les friches agricoles envahies par *Solidago gigantea*, les friches agricoles ouvertes ainsi que les Mesobromion et Xerobromion de petite taille et/ou ourlifiés, les Xerobromion et Mesobromion du "Kirchenerkopf".

TABLEAU II.– Comparaison des moyennes du nombre d'espèces/m^2.
Range test of the number of species/m^2.

Groupes	n	m
Friche agricole à *Solidago gigantea*	4	2
Xerobromion 1	4	3,75*
Mesobromion ourlifié	8	4,5
Mesobromion 1	4	5
Friche agricole récente	4	5,75
Xerobromion 2	9	7,66*
Mesobromion 2	7	8,5

n : nombre d'échantillons
m : moyenne estimée de la population
* : différence significative de la moyenne du nombre d'espèces par mètre carré par rapport à la valeur précédente pour $\alpha = 0{,}05$.

L'ANALYSE DE LA BRYOFLORE EN MILIEU HERBACÉ : UN OUTIL DE GESTION CONSERVATOIRE

Le test de comparaison des moyennes a permis de distinguer 3 groupes de populations de moyennes significativement différentes : les friches envahies par *Solidago gigantea*, les friches récentes ainsi que les pelouses ourlifiées ou de petite taille, et les pelouses gérées de plus grande taille. Le premier groupe, dont la moyenne est de 2 espèces par mètre carré, correspond à d'anciennes friches agricoles envahies par *Solidago gigantea*. Cette dernière espèce, très envahissante, n'autorise qu'un développement muscinal réduit à quelques pleurocarpes mésophiles très compétitives. C'est pourquoi la diversité spécifique est fortement amoindrie par rapport aux friches plus récentes, dont le caractère beaucoup plus ouvert autorise la présence de thérophytes (*Phascum cuspidatum*) et de petites

Source : MNHN

Pottiaceae (*Pottia intermedia*). L'entretien des friches agricoles par un fauchage régulier ou par le pâturage est donc une opération de gestion indispensable à la diversité floristique. Elle permettrait en outre l'appauvrissement trophique d'un milieu fortement eutrophisé par les intrants agricoles dans l'optique de la reconstitution d'une pelouse ou d'une prairie calcaire caractérisée par la dominance des espèces tolérantes au stress (sécheresse, pauvreté nutritive...) par rapport aux espèces compétitives dans leur conception de GRIME *et al.* (1988). Cette succession dynamique orientée vers la pelouse calcaire par la gestion écologique est de l'ordre d'un siècle (GIBSON & BROWN, 1992). Certaines parcelles pourraient également faire l'objet d'une agriculture extensive dont les éteules pourraient être favorables au développement d'une bryoflore composée de thérophytes, d'hépatiques à thalle du genre *Riccia* et d'anthocérotes.

La conservation de la richesse des pelouses passe par l'entretien de zones correspondant à une aire minimale nécessaire à l'affirmation de la saturation en espèces caractéristiques. Dans le cas contraire, illustré par les pelouses relictuelles de la Petite Heid isolées dans un environnement agricole, la diversité bryophytique est significativement inférieure à celle atteinte dans les pelouses de bien plus grande étendue. Mais la conservation bryophytique passe également par une gestion conservatoire par le fauchage annuel. En l'espace de 5 ans, certaines pelouses se sont ourlifiées et la diversité spécifique s'est fortement amoindrie. Toutefois la présence d'espèces comme *Weissia brachycarpa* dans les rares plages dénudées témoigne d'une banque de spores toujours présente, susceptible d'être révélée par la remise en place du fauchage.

Enfin, les pelouses saturées en espèces caractéristiques ne témoignent pas d'une différence quantitative significative entre elles. Elles correspondent pourtant à des réalités écologiques très différentes : Xerobromion sur sol superficiel et menacé d'assèchement du type pararendsine sur alluvions graveleuses, Mesobromion lorsque le profil pédologique atteint une trentaine de centimètres de profondeur et caractérise une pararendsine allochtone sur alluvions limoneux (BERGER, 1993). Dans ce cas, la différenciation doit s'effectuer de façon qualitative par les cortèges floristiques respectifs (TAB. I), c'est-à-dire le groupe mésophile d'*Entodon concinnus* et *Plagiomnium affine* d'une part, le groupe hélioxérophile de *Rhytidium rugosum, Racomitrium canescens* et *Cladonia* d'autre part. La gestion actuelle, qui réside dans la fauche tardive de 70 % de la surface (KNIBIELY, 1992), semble particulièrement bien indiquée pour la bryoflore, pour laquelle deux remarques complémentaires peuvent être formulées :

• la fauche en Mesobromion doit réaliser le compromis de conserver une structure herbacée de taille moyenne qui crée un microclimat plus humide indispensable à de nombreuses thérophytes et petites Pottiaceae, et le dégagement sous-jacent de surfaces de terre dégagées par les activités fauniques ;

• la fauche en Xerobromion est plus facile à diriger et de fréquence plus faible car la dynamique de recolonisation est très ralentie en raison des circonstances écologiques très contraignantes.

Toutes ces raisons font que l'installation du pâturage sur les pelouses calcaires en Petite Camargue est à déconseiller vis-à-vis de la bryoflore, car celui-ci, difficile à gérer extensivement par rotations de parcelles sur une superficie aussi faible, conduirait à une modification de la structure herbacée et donc du microclimat sous-jacent qui serait très vraisemblablement défavorable à de nombreuses thérophytes. D'un point de vue floristique, la disparition de 7 espèces d'orchidées depuis l'installation du pâturage en 1975 (TURLOT, 1979) corrobore ces conclusions.

CONCLUSION

La typologie bryologique permet de préciser les orientations pour la gestion conservatoire des formations végétales herbacées et des surfaces récemment soustraites à une agriculture intensive. Elle tient compte du degré d'artificialisation et des processus successionnels de la série végétale. L'enjeu est de conserver et, le cas échéant, de recréer des habitats favorables aux biocénoses alluviales soustraites à l'influence fluviatile pour leur rendre l'optimum de leurs potentialités floristiques régionales.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent tout particulièrement à remercier H. PRÉVOT (FSAGx) pour ses conseils sur l'analyste statistique des données, P. KNIBIELY & E. JAEGLY pour leur accueil en Petite Camargue Alsacienne et H. STIEPERAERE pour son assistance logistique au Jardin Botanique National de Belgique.

BIBLIOGRAPHIE

BACON, J.-C., 1990.– The use of livestock in calcareous grassland management. *In : Calcareous grassland ecology and management*, HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H & WELLS, D.A., ed. Bluntisham books, 193 pp. Hutingdon.

BERGER, C., 1993.– *Les facteurs abiotiques, relief, sol et eau, base de gestion de la Réserve Naturelle de la Petite Camargue Alsacienne (F).* Université de Bâle, mémoire de maîtrise en géographie, 160 + 36 + 8 pp.

CORLEY, M.F.V., CRUNDWELL, A.C., DÜLL, R., HILL, O. & SMITH, A.J.E. 1981.– Mosses of Europe and the Azores; an annoted list of species, with synonyms from the recent literature. *J. Bryol.*, 11 : 609-689.

CORLEY, M.F.V. & CRUNDWELL, A.C., 1991.– Additions and amendements to the mosses of Europe and the Azores. *J.*

Source : MNHN

Bryol., 16 : 337-356.
DÉCAMPS, H. & NAIMAN, R., 1989.– L'écologie des fleuves. *La Recherche*, 208 : 310-319.
FOSSATI, J. & PAUTOU, G., 1989.– Vegetation dynamics in the fens of Chautagne (Savoie, France) after the cessation of mowing. *Vegetatio*, 85 : 71-81.
FOSSATI, J. & PAUTOU, G., 1991.– Les changements de végétation dans les marais de Chautagne (Savoie). *Bull. Ecol.*, 22 : 242-248.
FRISVOLL, A.A., 1985.– Leptotypification Including Nomenclatural and Taxonomical Notes on *Ditrichum flexicaule sensu lato*. *The Bryologist* 88 : 31-40.
GIBSON, C.W.D. & BROWN, V.K., 1992.– Grazing and vegetation change : deflected or modified succession? *J. Appl. Ecol.*, 29 : 120-131.
GRIME, J.-P., HODGSON, J.-G. & HUNT, R., 1988.– *Comparative Plant Ecology : A Functional Approach to Common British Species*. Unwin Hyman, Londres.
HILL, M.O. 1979a.– *Twinspan- A fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes*. Ithaca, N.Y., Cornell University, 90 pp.
HILL, M.O., 1979b.– *Decorana- A fortran program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging*. Ithaca, N.Y., Cornell University, 52 pp.
HOFF, M., 1977.– Premier aperçu sur les groupements végétaux de la Petite Camargue Alsacienne. *Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar*, 56 : 3-26.
KNIBIELY, P., 1992.– La gestion des milieux menacés dans la réserve naturelle de la Petite Camargue Alsacienne. *Bull. Soc. Ind. Mulhouse*, 824 : 63-66.
LAUTERBORN, R., 1910.– Die Vegetation des Oberrheins. *Ver. naturh.-med. Ver. Heidelberg*, N.F., 4 : 450-502.
LAUTERBORN, R., 1926.– Beiträge zur Flora der Oberrheinischen Tiefebene und der benachbarten Gebiet. *Mitt. bad. Land. Naturk. u. Natursch.*, 2 : 77-88.
LAUTERBORN, R., 1941.– Beiträge zur Flora des Oberrheines und des Bodensees. *Mitt. bad. Land. Naturk. u. Natursch.*, 4 : 287-301.
LECOMTE, T., NICAISE, L., LE NEVEU, C. & VALOT, E., 1995.– *Gestion écologique par le pâturage : l'expérience des Réserves Naturelles*. Réserves Naturelles de France, 77 pp.
MORRIS, M.G., 1990.– The effect of management on the invertebrate community of calcareous grassland. *In : Calcareous grassland ecology and management*, HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H & WELLS, D.A., ed. Bluntisham books, 193 pp. Hutingdon.
OBERDORFER, E. & KORNECK, D., 1978.– Klasse : Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. 43. *In* : OBERDORFER, E., *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*. Teil II. Jena, 355pp.
OBERDORFER, E., 1994.– *Pflanzensoziologische Exkursionflora*. 7e Auflage. E. Ulmer Verlag, 1050 pp. Stuttgart.
PAUTOU, G. & DÉCAMPS, H., 1985.– Ecological interactions between the alluvial forest and hydrology of the Upper Rhone. *Arch. Hydrobiol.*, 104 : 13-37.
PHILIPPI, G., 1978.– Veränderungen der Wasser-und Uferflora im badischen Oberrheingebiet. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftpflege Bad. Württ.*, 11 : 99-134.
PREISS, F. & KNIBIELY, P., 1995.– *Réserve Naturelle de la Petite Camargue Alsacienne*. Plan de Gestion 1996-2000. Ass. Centre Init. Nat. Au, 116 pp.+19 annexes.
PURVIS, O.W., COPPINS, B.J., HAWKSWORTH, D.L., JAMES, P.W. & MOORE, D.M., 1992.– *The lichen flora of Great Britain and Ireland*. Natural History Museum Publications, 710 pp.
TURLOT, J.-P., 1979.– Évolution de la population d'orchidées de la Petite Camargue Alsacienne. *Bull. Soc. Ind. Mulhouse*, 775 : 43-47.
VANDERPOORTEN, A., 1995.– Flore et végétation bryophytiques de la Montagne Saint-Pierre à Lanaye (Belgique, province de Liège). L'impact de la gestion écologique sur la bryoflore de ses pelouses crayeuses. *Lejeunia*, N.S., 148, 16 pp.
VANDERPOORTEN, A., KLEIN, J.-P., JAEGLY, E. & KNIBIELY, P., 1996.– La bryoflore d'une mosaïque alluviale rhénane : la réserve naturelle de la Petite Camargue alsacienne. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, 27 : 545-555.
VERBEKE, W., 1990.– Les pelouses calcaires de la partie belge de la Montagne Saint-Pierre. *In* : actes du colloque "*Gérer la nature* ?", Min. Rég. Wallonne, Serv. Cons. Nat., *Trav.*, 15 : 113-126.
WITSCHEL, M., 1993.– Zur Synsystematik der *Trinia glauca*-reichen Trockenrasen im südlichen Oberrheinraum. *Carolinea*, 51 : 27-40. Karlsruhe.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Method and study site

The nature reserve of the Petite Camargue Alsacienne is an ancient alluvial area of 120 ha situated about 10 km north of Basel (FIG. 1). It has been disconnected from the Rhine since the XIXth century (FIG. 2). The natural dynamics which were due to the river floods do not take place any more and pioneer habitats such as the alluvial pebble bares are progressively colonized by shrubs. A recent inventory of the bryoflora showed that the most interesting habitats are the calcareous grasslands, from both qualitative and quantitative points of view. This motivated an accurate analysis of the bryoflora of this habitat. Moreover, two other points had to be stressed:

i) the participation to existing phytosociological study by incorporating the bryophyte flora;

ii) the suggestion of ecological management strategies for the preservation of the calcareous grasslands after because of the disappearance of the Rhine's dynamics.

These strategies are necessary since methods are still unclear entirely clear and depend in largely on the common sense of the manager and/or the group chosen to control the management of the reserve. Within this framework, the analysis of the bryoflora can bring new concrete arguments. It was carried out on stratified samples of 40 plots of 1 m^2 (TAB. I) in grasslands and wastelands. Because of the discontinuity and the heterogeneity of the bryophyte habitats, presence-absence of the species was preferred over abundance-dominance coefficients. The samples were first classified in a phytosociological table where both species and records are organized in such a way as to define groups of species and groups of records. Correspondence analysis was used to show the ecological gradients explaining the segregation of the bryoflora. Species richness per square metre was then analysed by variance analysis according to the factor "habitat".

Results

The bryophyte samples from the wastelands and the grasslands were organized in a phytosociological table. Five groups of habitats were characterized by bryophytic assemblages. The agricultural wastelands invaded by *Solidago gigantea* are negatively differentiated by their low species richness, only including the two pleurocarpous mosses *Brachythecium rutabulum* and *Eurhynchium hians*. Open wastelands are characterized by therophytes such as *Phascum cuspidatum* The grasslands invaded by shrubs are

Source : MNHN

characterized by mesophilous pleurocarpous mosses such as *Entodon concinnus* and *Plagiomnium affine*, the rarity of the therophytes and of the characteristic species of calcareous grasslands such as *Thuidium abietinum* or *Fissidens dubius*, that are present in the mowed Mesobromion. Lastly, the Xerobromion is differentiated by bryophytes adapted to dry conditions, such as *Racomitrium canescens* and *Pleurochaete squarrosa* and by small acrocarpous species whose rhizoidal gemmae allow the survival during the driest periods. The ecological gradients that best explain the distribution of these groups were partly derived from the first two axis of the Correspondence Analysis (FIG. 2). Axis 1, including 18.2% of the total variance, was interpreted as a vegetation dynamics gradient: mosses such as *Phascum cuspidatum*, found on bare soil, and *Eurhynchium hians,* found on grasslands with a dense grass cover are located on the right hand side of the ordination, whereas mosses such as *Rhytidium rugosum,* characterizing calcareous grasslands, are located on the left hand side. Axis 2, which includes 12.8% of the total variance, was interpreted as a soil humidity gradient with xerophilous species such as *Racomitrium canescens,* on one side and mesohygrophilous species, such as *Plagiomnium affine* on the other.

An analysis of variance of the species richness per sq.m. was carried out according to the factor "habitat", including open wastelands and wastelands densely covered by grasses, and mesophilous and xerophilous grasslands of different sizes. This showed that the different habitats do not display the same bryophytic richness. Student's t tests allowed to distinguish three groups of habitats with similar bryophytic richness: the wastelands invaded by *Solidago gigantea*, the open wastelands and the grasslands occupying small surface areas of ca. 2000 sq.m. or the grasslands invaded by shrubs, and both xerophilous and mesophilous grasslands.

Discussion

The management of the agricultural wastelands is necessary to preserve the diversity existing in open wastelands where the presence of annual species is possible. This management should allow the decrease of the trophic level and allow the natural evaluation to calcareous grassland, with the domination of stress-tolerant species on competitors, as definied by GRIME *et al.* (1988). This dynamic succession to calcareous grasslands takes about a century (GIBSON & BROWN, 1992). Extensive agricultural practices could even be re-instored because of the potential bryoflora of bare soils in winter, including therophytes and thallose liverworts such as *Riccia* and *Anthoceros*.

The richness of the grasslands is linked to their size; in an agricultural environment, small relictual grasslands (group 2) show a significantly less rich bryoflora than the much larger ones. But conservation of bryophytes diversity is also linked to annual mowing. In five years, some grasslands were colonized by competitive grasses and shrubs and their richness decreased significantly. Some remaining species like *Weissia brachycarpa* still present of spores in the soil and could contribute to recreate interesting grasslands.

Finally, the bryophyte records of the managed grasslands do not show significant differences of species richness whereas they belong to different ecological units: xerophilous grasslands on superficial soil, mesophilous grasslands when the depth of soil reaches 30 cm. In this case it is the combination of species recorded on a phytosociological table that can be used to distinguish the grasslands: *Rhytidium rugosum, Racomitrium canescens* and different lichens such as *Cladonia* in the driest open situations, and the group of *Entodon concinnus* and *Plagiomnium affine* in grasslands dominated by *Bromus erectus*.

The current management of the grasslands, with an annual mowing of 70% of the surface, seems favourable to the bryoflora. Two points could nonetheless be stressed:

- mowing should carry out a compromise between the preservation of a grass layer necessary and maintenance of the cool microclimate needed by annual mosses on the one hand, and maintenance of small surfaces of bare soil favouring the pioneer species on the other hand;

- the management of xerophilous grasslands is easier as colonization by competitive grasses and shrubs is slower because of the very restrictive ecological conditions.

It seems that the introduction of grazing would be unfavourable in this case because the restricted areas would not permit extensive grazing. Grassland structure would then be modified to the detriment of annual mosses.

Source : MNHN

Source : MNHN

RÉSUMÉ DE THÈSE

LE POMMELET Eve.– ***Structures spatiales des populations, échelles d'organisation et biodiversité : les Digènes mésoparasites des Rougets du genre*** **Mullus** ***(Teleostei, Mullidae).*** **336 p. Thèse de Doctorat de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc (Montpellier II), soutenue le 7 mars 1997. Jury : A. RAIBAUT, Président; P. BARTOLI et J.-P. DURBEC, Rapporteurs ; J. BLONDEL, C. COMBES et J.-C. HOLMES, Examinateurs; P. SILAN, Directeur de thèse. UMR CNRS 5555 "Biologie des Populations d'Helminthes Parasites". Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.**

En mer Méditerranée occidentale, les Rougets *Mullus surmuletus* et *M. barbatus* (Mullidae, Teleostei) sont potentiellement parasités par neuf espèces de Digènes, Plathelminthes intestinaux : deux espèces d'Hemiuroidea (*Aponurus laguncula* et *Derogenes latus*), une espèce de la famille des Lepocreadiidae (*Holorchis legendrei*), trois espèces de la famille des Monorchiidae (*Lasiotocus mulli*, *Proctotrema bacilliovatum* et *Timonia mediterranea*), deux espèces d'Opecoelidae (*Poracanthium furcatum* et *Opecoeloides furcatus*) et une espèce de la famille des Fellodistomidae (*Proctoeces maculatus*).

Un travail de synthèse des connaissances sur le spectre d'hôtes et la distribution géographique de ces Helminthes a été mené. Ces derniers sont pour la plupart spécifiques des Rougets du genre *Mullus*, et ont une répartition géographique restreinte au bassin méditerranéen. Leur cycle biologique, comportant plusieurs hôtes (cycle hétéroxène), n'est pas connu excepté pour le Fellodistomidae. Ce dernier se développe successivement chez la moule *Mytilus galloprovincialis*, chez un annélide et chez des poissons téléostéens.

Les échantillons d'hôtes, et donc de parasites, proviennent de plusieurs sites de la mer Méditerranée occidentale : côte et étang languedociens (littoral de Frontignan et étang d'Ingril), zones du littoral corse (Réserve Naturelle de Scandola et côte est de la Corse). Les neuf espèces de Digènes coexistent, de façon temporaire ou plus durablement, aux différentes échelles spatiales que sont les espèces hôtes, leurs populations ou sous-populations, leurs individus et le biotope intestinal.

Divers traits de l'organisation spatiale de cette communauté parasitaire sont étudiés. Malgré l'intérêt croissant porté à l'organisation des populations et des communautés parasitaires, les recherches actuelles se focalisent fréquemment sur les structures observées à une échelle donnée et n'intègrent pas les différents niveaux de fragmentation des systèmes Hôte-Parasites.

Le but de ce travail est 1) d'analyser la nature et surtout la plasticité des structures spatiales de ces peuplements parasitaires en intégrant les différentes échelles de perception précitées, 2) d'établir, dans la mesure du possible, les liens entre les structures spatiales observées et les principaux de traits de vie de ces différentes espèces de Trématodes.

I) Les communautés parasitaires à l'échelle des espèces hôtes et de leurs populations ou sous-populations

Les variantes globales et régionales des stratégies démographiques de ces espèces parasites sont analysées à l'échelle des deux espèces-hôtes, et de certaines de leurs populations ou sous populations.

Un nombre croissant de parasitologues étudie les structures des communautés parasitaires chez les Poissons, les Oiseaux et les Mammifères. Ils empruntent fréquemment à l'écologie des organismes libres un certain nombre de principes et de méthodes. Les diagrammes rang-fréquence et les indices de diversité sont au nombre de ces approches. Dans le cadre de ce travail, l'utilisation de ces méthodes, en s'attachant à montrer leur utilité et leurs limites, permet une première description pertinente des rapports de dominance des espèces en présence. Elle permet également d'appréhender la nature des variations de la diversité spécifique entre les différentes communautés parasitaires et au sein de celles-ci.

La majorité des espèces de Digènes se retrouve chez les deux espèces hôtes et dans des sites géographiques distincts. Seul le Fellodistomidae (*Proctoeces maculatus*) est présent dans un seul site, Frontignan, lequel constitue un lieu d'implantation de filières de moules, premiers hôtes de ce parasite. Parmi les autres espèces, certaines ont un statut qui ne varie pas. Les Hemiuroidea font toujours partie du pool d'espèces rares. Le statut des autres est assez plastique d'un site géographique à l'autre et de ce fait les rapports de dominance entre membres de la communauté varient. Dans la réserve naturelle de Scandola, la diversité spécifique des communautés parasitaires varie en terme de régularité des espèces et en terme de richesse spécifique. A Frontignan et sur le littoral est corse, la richesse spécifique contribue de façon beaucoup plus modérée aux variations de la diversité.

II) Individus hôtes, populations parasitaires et structures spatiales

À l'échelle des individus hôtes, le mode de colonisation de chacun des Digènes est également étudié, en tenant compte de la variabilité existant à ce niveau d'intégration. Les relations entre les structures spatiales observées et certains facteurs environnementaux (taille de l'hôte, sexe, saison de capture...) sont analysés en mettant en œuvre des analyses de co-inertie.

Cette étude montre comment l'histoire évolutive de ces parasites, perçue notamment par leur affinité et statut taxinomiques, est étroitement liée au mode d'occupation du milieu hôte à cette échelle. En effet, les espèces appartenant à une même famille ont des stratégies de dispersion comparables. Certaines espèces sont très surdispersées dans l'espace des individus hôtes (les Monorchiidae), tandis que d'autres le sont moins (les Hemiuroidea et les Opecoelidae).

Malgré l'absence de co-structure globale forte entre les structures spatiales observées et les variables environnementales

Source : MNHN

considérées, des tendances locales sont mises en évidence. Aux paramètres-clés du fonctionnement dynamique des populations parasitaires (fécondité, taux de survie...) s'ajoute de façon déterminante l'influence de contraintes spécifiquement locales, comme la présence ou l'abondance des hôtes intermédiaires, l'éco-éthologie des hôtes spécifiques au milieu considéré. Les variations du régime alimentaire des Rougets au cours de leur croissance sont notamment un facteur important dans le déterminisme de la répartition spatiale des espèces parasites dans l'espace des individus hôtes.

III) Biotope intestinal, infracommunautés parasitaires et structures spatiales

Les problèmes d'organisation spatiale et de coexistence des parasites sont ensuite abordés à l'échelle de l'intestin des Rougets, le biotope que ces organismes colonisent. Ces biotopes sont hétérogènes, soumettant ainsi les Digènes qu'ils abritent à des contraintes environnementales fluctuantes. L'hétérogénéité des biotopes des populations parasites est bien souvent passée sous silence. Celle du biotope branchial où vivent des ectoparasites est aujourd'hui mieux connue, celle du biotope intestinal l'est beaucoup moins.

Caractérisation du biotope intestinal.– L'hétérogénéité de structure du biotope intestinal est ici appréhendée par l'étude des variations du nombre de cæcums pyloriques et de la surface intestinale. Le nombre de cæcums pyloriques varie d'une espèce hôte à l'autre, et entre les individus d'une même population. La surface intestinale, étudiée en mettant en œuvre des méthodes d'analyse d'image, subit aussi des fluctuations entre les deux espèces de Rougets selon les parties de l'intestin considérées, et ne cesse de croître avec l'âge des poissons. Ces différentes variations sont analysées quantitativement et des modèles théoriques de croissance sont proposés. L'hétérogénéité de structure de ces milieux digestifs est ainsi appréhendée pour la première fois.

Structures spatiales.– Par des approches novatrices de collecte (numérisation des positions de chaque parasite dans l'intestin) et de restitution de l'information spatiale (cartographie automatisée, analyse de l'autocorrélation spatiale), la répartition dans l'intestin des différentes espèces de Digènes est analysée.

Une nouvelle fois, les espèces présentent des préférendums spatiaux marqués par leur histoire évolutive. Les deux Hemiuroidea sont isolés du reste de l'infracommunauté du fait de leur site préférentiel (estomac et vésicule biliaire). Parmi les autres espèces présentes dans l'intestin, certaines ont une spécificité de site stricte (les Monorchiidae) tandis que d'autres ont une spécificité de site beaucoup plus large et sont capables de coloniser l'ensemble du biotope intestinal (les Opecoelidae).

Le préférendum spatial d'une espèce n'est en fait que l'intégrale des positions variables, mais non aléatoires, prises par tous ses individus. Le déterminisme de l'occupation de l'espace intestinal est la résultante de contraintes historiques (une espèce ne pouvant pas s'installer n'importe où du fait de ses propres exigences), et d'ajustements dynamiques permanents, témoins d'une grande plasticité comportementale de ces organismes. La compétition et les rapprochements intraspécifiques sont les principaux moteurs de ces ajustements. Le rôle de la compétition interspécifique dans la structuration spatiale des infracommunautés est illustré. Les exemples de son existence locale restent néanmoins peu fréquents, plusieurs espèces étant rarement présentes simultanément à effectif élevé chez un même poisson.

IV) Conclusions

Aux différentes échelles considérées (espèces-hôtes, populations et individus), cette étude souligne l'importance du lien existant entre l'histoire évolutive de ces Digènes et leur stratégie d'occupation du milieu-hôte. Elle montre également comment tendances générales et plasticité écologique locale alternent ou se combinent de façon permanente. Ce travail met ainsi en garde contre les généralisations hâtives parfois faites en parasitologie à partir de situations ou de vérités locales. Il souligne l'importance d'analyser la structuration des communautés parasitaires dans le contexte de populations fragmentées, et de poser le problème de prévisibilité des structures de telles communautés en terme d'échelles et de hiérarchies des processus.

Source : MNHN

ANALYSES D'OUVRAGES

CUSHING D.H.–*"Towards a science of recruitment in fish populations". In O.* KINNE *Excellence in Ecology",* Éditions de l'Ecology, Institute d'Oldendorf, 1996, 175 p.

La crise des pêcheries océaniques et le développement d'une stratégie mondiale d'utilisation durable des ressources halieuthiques impliquent une compréhension précise de la démoécologie des principaux stocks des espèces de poisson d'intérêt économique.

Cet ouvrage a pour objet de préciser l'état de es connaissances sur la dynamique des populations de poissons marins d'importance majeure pour les pêcheries et de proposer des bases rationnelles à cette exploitation.

Il comporte 5 grands chapitres : le chapitre I fait un historique des pêcheries océaniques. Dans le chapitre II est ensuite analysée l'influence du climat et de ses changements sur ces dernières, le chapitre III constitue une étude des principaux paramètres qui conditionnent le recrutement d'une classe d'âge en particulier disponibilités en nourriture et prédateurs.

Le chapitre IV étudie les dimensions quantitatives de la relation entre l'importance d'un stock de poissons d'intérêt économique et le recrutement. Sont analysés en particulier à partir de l'étude de recrutement dans les stocks de neuf espèces de grande importance halieuthique les processus densité dépendants et l'effet de l'overfishing sur le recrutement. Enfin, les mécanismes ayant conduit à l'effondrement de deux pêcheries importantes- la morue dans le Nord-est Atlantique et celle du stock de hareng en mer du Nord dans le Nord-est de l'Angleterre sont étudiés plus en détail.

Le dernier chapitre, intitulé "Science *du* Recrutement", se propose de jeter les bases d'une exploitation rationnelle des pêcheries marines fondée sur une modélisation des principaux paramètres : recrutement, stocks, taux de prélèvement, *qui* permettrait de remédier à la situation catastrophique présente résultant du déclin général des ressources halieuthiques de l'Océan mondial telle qu'elle s'observe depuis quelques années.

Cet ouvrage, rédigé à partir d'un corpus de données bibliographiques très important constitue une synthèse parfaitement à jour de la théorie démoécologique des pêches. Il est à ce titre susceptible d'intéresser non seulement les chercheurs spécialisés dans cette discipline mais tout chercheur écologue qui d'une façon ou d'une autre est impliqué dans la mise au point et l'application de méthodes permettant l'exploitation rationnelle de population naturelle d'espèces animales sauvages.

Nous le conseillerons également à tous ceux qui enseignent l'Écologie des populations et des peuplements au niveau des Maîtrises et D.E.A. universitaires.

François RAMADE

RICKSON, R.J.– Conserving soil resources. European perspectives, édité par R.J. RICKSON. Éditions CAB International. 1994, 425 p.

Cet ouvrage collectif réunit une sélection des meilleures communications qui ont été présentées au premier congrès de la Société européenne de la conservation des sols, qui s'est tenu en Grande-Bretagne en avril 1992. Les deux auteurs de la préface R.P. MORGAN & R.S. RICKSON expliquent l'objectif de cette société : elle s'est constituée à la suite de la prise de conscience par les pays européens du fait que la dégradation des sols par l'érosion ne concernait pas seulement les régions tropicales, mais qu'elle sévissait aussi de façon croissante, dans les pays tempérés, par suite de la généralisation de l'agriculture intensive. Dans la majorité des communications présentées, l'attention est portée sur l'intéraction des deux facteurs fondamentaux de l'érosion, l'un actif "l'érosivité" (impact des pluies), l'autre, passif "l'érodibilité" (sensibilité du sol). Les auteurs opposent aussi les conséquences de l'érosion, qui sont propres à la station concernée ("on site") à celles qui concernent l'environnement extérieur ("off site") : s'il est souvent possible de compenser, sur place, la baisse de fertilité par des apports d'engrais, cela ne fait qu'aggraver les incidences néfastes sur l'environnement par effet de pollution, sur les eaux notamment.

Les communications, au nombre de 38, sont regroupées dans trois sections : la première "assessment of soil degradation" concerne l'étude et la mise en évidence des processus (16 communications, 160 pages). La seconde "prediction and modelling" traite des méthodes mises en œuvre en vue de prévoir et d'estimer les dégâts commis par l'érosion (14 communications, 178 pages). La troisième section à trait aux perspectives et aux mesures de protection (8 communications, 84 pages) : en réalité ce groupement semble quelque peu arbitraire; c'est ainsi que les méthodes de simulation expérimentale se trouvent dans la section I, alors que la section II concerne les diverses formules - souvent mathématiques - mises en œuvre pour prévoir et estimer le danger d'érosion d'un site donné. Précisons que chaque communication est pourvue d'une bibliographie propre.

Sans pouvoir entrer dans le détail des diverses communications présentées, il est possible de mettre en relief certains points contenus dans les trois sections.

• **SECTION I** : deux auteurs BOARDMAN & EVANS donnent une bonne vision synthétique des conditions et des méfais de l'érosion en Grande-Bretagne. Les autres communications abordent des problèmes particuliers, concernant notamment l'incidence de l'érosion sur les propriétés du sol, sa fertilité et les divers types de pollution de l'environnement.

Source : MNHN

• **Section II** : les communications présentées dans cette section mettent en parallèle les diverses formules permettant de prévoir, voire de calculer, les nuisances de l'érosion dans une station donnée : celle classique de Wishmeier & Smith "Universal loss equation" qui met en jeu l'érosivité, l'érodibilité, les conditions topographiques, et le mode de mise en valeur ; et celle, plus sophistiquée, plus précise, et dont la formulation est plus mathématique (mais aussi plus complexe) proposée par Morgan en 1986 ; l'EUROSEM (European soil erosion model). La première formule est mise en œuvre pour certains pays : Allemagne du Sud, Portugal, Pologne ; alors que la seconde est commentée de façon détaillée, par quatre communications, des portées plus générale, qui ont surtout pour objectif de mettre en évidence ses avantages et ses applications multiples.

• **Section III** : cette section aborde les problèmes pratiques, ceux qui concernent les diverses mesures à prendre pour enrayer le processus d'érosion : parmi les plus efficaces il convient de signaler le maintien du sol couvert en toutes saisons, soit par des produits d'origine végétale (paille, résidus de récolte), soit par des couvertures artifielles. Signalons enfin, l'intéressante synthèse présentée par G. Chisci, qui après avoir énuméré les 11 causes de l'accélération récente des processus de dégradation en Europe (14 dans les pays circumméditerranéens), passe en revue les mesures de protection adaptées à chaque cas particulier.

En conclusion, il est possible d'affirmer que, malgré l'hétérogénéité des sujets traités, tantôt généraux tantôt ponctuels, le lecteur de cet ouvrage, pourra, à condition de procéder lui-même la synthèse qui s'impose acquérir une vue d'ensemble satisfaisante des problèmes posés par l'érosion des sols en Europe : seules manquent, et ou peut le déplorer, les considérations d'ordre économique et social.

Philippe DUCHAUFOUR

GODAN, D.– ***Mollusken. Ihre Bedeutung für Wissenschaft, Medizin, Handel und Kultur*****. Éditions Parey, 1996, 220 p.**

Il s'agit d'un Grand livre des Mollusques car il présente, d'une façon complète, tout ce qui concerne les mollusques, qu'ils soient terrestres, aquatiques ou marins, dans un format cartonné 21 x 28 cm, richement illustré : 236 illustrations dont 175 en couleurs.

Il est l'œuvre d'une spécialiste de la Biologischen Bundesanstalt für Land und Forstwirtschaft à Berlin-Dahlem, bien connue pour ses recherches de biologie appliquée à la protection des cultures, en particulier sur les limaces et les escargots. Toutefois, ici, c'est l'ensemble du groupe animal qui est l'objet du livre, dans tous ses rapports avec l'Homme.

Comment l'Homme utilise-t-il les Mollusques ? Les chapitres qui répondent à cette question concernent l'alimentation et l'élevage, l'aquaculture ; la décoration et la joaillerie, la collection des coquilles avec une partie consacrée aux fossiles ; la fabrication d'objets à partir des matériaux qu'ils procurent ; l'utilisation médicale depuis les temps anciens ; l'intérêt pour les recherches de physiologie et d'immunologie, leurs rôles d'indicateurs en écotoxicologie et leur modèle de régulation des populations ; leur influence sur l'art en tant que motifs décoratifs ; enfin, l'influence de la dégradation de l'environnement sur les mollusques et les mesures de protection des espèces à la suite des listes rouges.

L'Homme détruit les Mollusques, dans quelles circonstances ? D'abord pour protéger les plantes de culture, avec un important chapitre sur les espèces responsables et leurs dégâts ; ensuite, en médecine humaine et vétérinaire car un certain nombre d'espèces servent d'hôtes intermédiaires aux parasites ; enfin, à cause de dégâts divers aux matériaux de construction. Un important chapitre final fait le point sur les moyens de traitements, molluscicides chimiques, lutte biologique, effets secondaires, utilisation dans les biocénoses.

Un livre complet, très bien présenté, en langue allemande.

Germaine RICOU

GORENFLOT, R..– ***Biologie végétale : plantes supérieures.*** **Tome I - appareil végétatif. Éditions Masson, 1994.**

Dans la collection des abrégés de sciences, la quatrième édition révisée de cet ouvrage livre les bases d'une approche du polymorphisme, de la structure et de la phylogenèse de l'appareil végétatif des Cormophytes ou plantes supérieures.

Un plan classique permet de présenter d'abord les organes (tige, feuille et racine) puis les tissus et de traiter par la suite de la phylogenèse et la multiplication végétative avant de présenter la diversité des modes de vie des Cormophytes dans et les différents milieux de la biosphère.

Cette nouvelle Édition, qui est bien plus qu'une révision, permet d'inclure la bibliographie qui était précédemment regroupée en fin du tome II traitant de l'appareil reproducteur. La présentation générale a été améliorée. Des données supplémentaires ont été incorporées sur notamment les convergences morphologiques, les chimères de greffe et les rapports entre forme, structure et facteurs du milieu. Le choix de maintenir le chapitre consacré à la classification dans le second volume est discutable pour une bonne vision des Cormophytes. De ce fait le tableau présentant les grands groupes systématiques en introduction est très utile. La fin du chapitre I sur la tige aurait dû déboucher sur la notion des modèles architecturaux des plantes que préparent les différents paragraphes de ce chapitre.

Cet ouvrage est un support de réflexion et privilégie les comparaisons entre les différents groupes de Cormophytes dans les différents thèmes plutôt qu'une étude successive des différents groupes de Cormophytes (Bryophytes, Ptéridophytes, Préspermaphytes et Spermaphytes).

Par sa masse d'informations, de détails et ses nombreuses illustrations, cet ouvrage est particulièrement destiné aux étudiants des 1er et 2e cycles. Il sera également très utile aux enseignants et aux chercheurs. Ce livre complété par le second tome est le condensé d'un enseignement qui permet à tous d'approfondir ou de remettre à jour leurs connaissances en biologie végétale.

Bernard RIÉRA

Source : MNHN

FOX, S. & MICKLER, R. A.– ***Impact of air pollutant on southern pine forests.*** **(Ecological studies ; vol. 118), 511 p.**

L'ouvrage dirigé par Susan POX et R.A. MICKLER fait appel à dix-huit co-auteurs, eux-mêmes ayant respectivement rédigé le projet de recherche coopérative des forêts commerciales et les forêts de pins du Sud des États-Unis.

Au milieu des années quatre-vingt, les discussions sur le déclin de la croissance des pins ont été à l'origine du "Southern Commercial Forest Research Cooperative" dont le premier programme commence en 1984. Cet ouvrage réunit les résultats de la recherche mente pendant cinq ans, auxquels s'ajoutent des données récoltées en Europe et dans d'autres régions des États-Unis. Il comprend douze articles distribués en quatre parties.

La première porte sur la caractérisation des conditions des forêts commerciales du Sud des États-Unis : distribution des espèces de pins ; sols, géomorphologie, utilisation des terres ; qualité de l'air et dépôt d'origine atmosphérique. De nombreuses cartes en couleur de bonne qualité, des graphiques et des tableaux complètent le texte.

La seconde partie analyse les facteurs de stress d'origines biotiques et abiotiques. Ph. DOUGHERTY présente la réponse de *Pinus tarda* (L.) à l'humidité et aux engrais, en raison de l'étendue de sa distribution. La réponse des pins du Sud des États-Unis à la pollution atmosphérique (pluies acides, dioxyde de soufre, ozone, fluorites…) est envisagée par un groupe de trois forestiers.

Les principaux agents biologiques responsables de dégâts dans le sud, parmi lesquels *Dendroctonus frontalis* Zimm et le champignon *Cronartium quercuum* f.sp. *fusiforme* font l'objet d'un article.

La troisième partie fait une mise au point très complète des effets de la pollution atmosphérique sur la croissance et la physiologie des pins du Sud des États-Unis. Les effets, de la pollution atmosphérique sur les ressources du sol, des oxydes d'azote sur les mycorrhizes, des pluies acides sur la croissance des pins, de la pollution de l'air sur la physiologie des pins, sont successivement traités.

La dernière partie comprend un seul article. R. OTESKEY y formule les conclusions de l'étude des forêts de pins du Sud des États-Unis. Il souligne la difficulté à formuler, avec certitude, les effets de l'ozone sur les arbres adultes, car les autres polluants les annulent souvent.

À la fin de chaque article, une importante bibliographie constitue une précieuse source d'information.

Ce livre, abondamment illustré, constitue une contribution majeure à la connaissance de l'effet de la pollution atmosphérique sur les forêts de pins.

Marie-Françoise PASSINI

MARGALEF, R..– ***Limnology now, a paradigm of planetary problems.*** **MARGALEF éditeur, 1996**

Cet ouvrage, édité par Ramón MARGALEF dans le cadre du C.I.H.E.A.M (Centre International des Hautes Études Agronomiques Méditerranéennes), présente une approche originale scientifique et "philosophique" de la Limnologie en regroupant, 16 chapitres écrits par différents limnologues internationaux en majorité espagnols.

Sous le titre "Limnology now, a paradigm of planctary problems", l'éditeur expose les connaissances actuelles, les objectifs présents et les perspectives de la limnologie moderne. L'objectif est d'insister sur le rôle fondamental des eaux douces, car elles sont le lien entre les parties continentales et océaniques de la biosphère.

En introduction, R. MARGALEF présente la place des eaux continentales au sein de "l'écologie globale" (biosphère), avec pour exemple biologique, le zooplancton. Différents thèmes scientifiques sont ensuite abordés selon les groupes biologiques (phytoplancton, procaryotes, macrophytes) et les caractéristiques des systèmes hydrobiologiques (lacs : variabilités interannuelles, hydrodynamique ; rivières : structure, dynamique, actions anthropiques). Puis, six chapitres décrivent différents types de milieux : réservoirs espagnols, lacs de bassins cristallins, lacs des régions nordiques, milieux aquatiques des régions tropicales d'Amérique du Sud, rivières des régions australes d'Amérique du Sud, systèmes aquatiques des zones désertiques. Enfin deux chapitres concluent cet ouvrage sur une réflexion à propos de l'intégration de la Limnologie dans une approche "biosphérique" et sur la pluridisciplinarité et la nécessité pour la Limnologie de répondre à des questions pratiques liées à la protection et à la restauration des milieux aquatiques.

Outre l'apport d'informations scientifiques bien structurées et actualisées, synthèse présente des aspects tout à fait originaux. Des thèmes scientifiques rarement pris en compte en "limnologie classique" sont abordés car ils s'avèrent être nécessaires pour comprendre globalement le fonctionnement des systèmes aquatiques. Par exemple, l'hydrodynamique des lacs est présentée sur une centaine de pages dans un article technique de J. IMBERGER (University of Western Australia). Cet article très documenté souligne les phénomènes de brassage et de courantologie qui sont fondamentaux quant aux conséquences sur les processus chimiques et biologiques.

L'article de F.A. COMIN & W.D. WILLIAMS (Facultad de Biologia, Barcelona ; University of Adelaïde, Australia) sur les systèmes aquatiques des zones arides est particulièrement intéressant en raison de l'expansion actuelle des milieux à caractère désertique. COMIN & WILLIAMS présentent un bilan inquiétant de l'état d'avancement dans les connaissances de ces systèmes aquatiques particuliers et fluctuants. Les auteurs insistent sur l'intérêt d'études axées sur ces milieux car elles apportent des informations fondamentales des points de vue scientifiques, écologiques et socio-économiques. Ceci en opposition avec le manque d'intérêt actuel porté à ces biotopes.

Annette BÉRARD

Source : MNHN

Analyse d'un article soumis pour publication
Review of a submitted paper

● Le titre est-il suffisamment concis ?
Is the title concise enough ?
OUI ❒ NON ❒

● Le titre reflète-t-il bien le contenu ?
Does the title clearly reflect the content ?
OUI ❒ NON ❒

● Le résumé est-il suffisamment explicite ? Donne-t-il les informations essentielles sur les méthodes, sur les résultats ?
Is the summary sufficiently informative ? Does it give the basic information on methods and results ?
OUI ❒ NON ❒

● L'introduction situe-t-elle bien la problématique de l'article ?
Does the introduction clearly present the aim of the work ?
OUI ❒ NON ❒

● L'exposé des méthodes est-il suffisamment détaillé ?
Are the methods presented with enough details ?
OUI ❒ NON ❒

● Quel est le degré de nouveauté des résultats ?
What is the level of novelty of results ?
faible/*low* ❒
moyen/*medium* ❒
élevé/*high* ❒

● La discussion et les conclusions sont-elles convenablement argumentées ?
Are the discussion and conclusions correctly argued ?
OUI ❒ NON ❒

● Les mots-clés sont-ils bien choisis ?
Are the key-words suitable ?
OUI ❒ NON ❒

● Le texte est-il suffisamment concis ?
Is the text concise enough ?
OUI ❒ NON ❒

● Dans le cas d'un article de synthèse, le texte fait-il bien ressortir les acquis et les perspectives dans le domaine présenté ?
In case of a review, does the paper adequately emphasize the knowledge and the expected developments in the presented field ?
OUI ❒ NON ❒

● Les tableaux et figures sont-ils tous utiles ?
Are tables and illustrations all necessary ?
OUI ❒ NON ❒

● Les figures sont-elles acceptables pour la reproduction ?
Are illustrations acceptable for a correct reproduction ?
OUI ❒ NON ❒

● La bibliographie est-elle judicieusement sélectionnée ?
Is the bibliography judiciously selected ?
OUI ❒ NON ❒

● La bibliographie est-elle à jour ?
Is the bibliography up-to-date ?
OUI ❒ NON ❒

Conclusions

● Article non publiable
The paper cannot be pubished ❒

● Publiable après révision majeure
The paper may be published after major revision ❒

● Publiable après révision mineure
The paper can be published after minor revision ❒

● Publiable en l'état
The paper can be published as it is ❒

Source : MNHN

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Écologie, the journal of the Société Française d'Écologie, publishes works in all fields of ecology, basic or applied. Manuscripts should be written preferentially in French or English. The journal publishes also thesis abstracts, forum and books reviews.

Printed texts should not exceed 10 pages including figures, tables, bibliography and appendix. However, synthesis papers couldn't up to 15 printed pages. Exceptionally, longer manuscripts could be considered. Texts for thesis abstracts or forum should not exceed 2 printed pages, possibly with some figures and no references.

Manuscripts are submitted in triplicate (original manuscript plus 2 copies of text, figures, tables and appendix) in final form. They should be typed, double spaced, on one side of the A4 size paper (21 x 29.7 cm) with margin of 5 cm. Manuscripts should be divided into the following sequence. French could be written or rewritten by the redaction if necessary :

- the title written in French and English
- surname of author (s), full name and full adress or different addresses on a separate sheet
- an abstract of up to 800 signs written in French and English (it should be mentioned if it is an original or perfecting work)
- an abridged version up to 5,000 signs written in French and English
- the key words written in French and English
- a running title of up to 40 signs written in French and English the opposite language
- main text with evident subtitles and paragraphs, and mentioning into the margin, written in pencil, passages that can be printed in small types. No other typographic indication must be mentioned, excepted Latin name of organisms simple underlined, and the author's surnames double underlined. Author's surnames are typed in small letters.

Tables should be numbered in Roman numerals and should be ready for use as a plate by the printer, if necessary. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

Illustrations, drawings and photographs, are numbered in Arabic numerals and are made according to the journal format, anticipating reduction possibilities, especially concerning letters, numerals and symbols. Only original drawings are considered. Illustrations should not exceed format 40 x 30 cm and should be sent in flat form. Authors indicate in pencil the reduction percentage and number wanted for each illustration. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

The bibliography is presented as follows :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLEMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Manuscripts stored on computer (MS DOS or MACINTOSH) should be saved under ASCII form or with any standard word processing software. Mac Draw (Pict) or Illustrator (EPS) can be used for drawings. Authors should not submit texts saved under paginator and should not use 5"1/4 HD disks.

Manuscripts are sumitted with out the authors name and adress (blind refereeing) to two referees at least. Reviewing is about one month. Authors must answer to the comments of referees on a separate sheet. When the paper may be published after major revision, the corrected version is submitted to the referee again. The referree will received the paper as it is published.

Authors will receive only one set of proofs for checking. Proofs must be returned to the publisher within 8 days, including reprint's order (no reprints are sent free of charge to authors). If papers are not returned within the delay of 8 days, the publisher will check proofs and then no reprint could be ordered. Only typographic details should be corrected. Other corrections will not be considered. Any modification or addition will be charged to authors. Authors are required to bear the cost of photograph plates and to order them with reprint's order.

Thesis abstracts are typed mentioning in the following sequence : Author's surname and name, the title of thesis, the number of pages, kind of thesis, University, the day of thesis's defence, board members. Proofs of thesis abstracts are checked by the publisher. Texts for forum are directly published. However, the publisher keeps the right to recommend to authors some modifications that seem needed.

MUSEUM PARIS

Source : MNHN

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèses ainsi qu'une tribune libre et des analyses d'ouvrages.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm.
Ils devront comprendre, dans l'ordre :
• Le titre en français et en anglais ;
• Le nom du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres et l'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire, sur feuille séparée.
• Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
• Une version abrégée de 5000 signes, en français et en anglais ;
• Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
• Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
• Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant.
Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.,* 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées.
Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD****.*

Les manuscrits sont soumis, sous forme anonyme, à un minimum de deux referees. La durée d'analyse demandée aux referees est d'un mois. En cas de demande de révision majeure (cf. formulaire d'analyse), la version corrigée est envoyée aux referees pour vérification. L'article est envoyé aux referees dès sa publication.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

Adhésion à la Société Française d'Écologie/Price for SFE Members (Exclusively)

(Personne physique)	Cotisation & Lettre de la S.F.E.	Cotisation & Lettre SFE + Écologie
FRANCE & C.E.E	200,00 F	450,00 F
ETRANGER hors CEE	200,00 F	500,00 F
Étudiants, Stagiaires étrangers	50,00 F	190,00 F

Abonnement 1996 à Écologie Vol. 27 (1) au Vol. 27 (4)
(Personne morale) **Numéro de Commission Paritaire : 50062**

Tous nos tarifs s'entendent en ***francs français, frais de port inclus.***
Subscriptions are accepted for calendar year only - Cancellations are not accepted - Trimestrial

Prix public	**H.T**	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	535,00 F	11,23 F	546,23 F
CEE	535,00 F		535,00 F
ETRANGER hors CEE	567,00 F		567,00 F

Agence d'abonnement & librairie Française : remise 10 % (sur prix public HT)

	H.T	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F	10,71 F	520,71 F

Agence d'abonnement & librairie CEE et hors CEE : remise 10 % (sur prix public HT)

Adresse de livraison	**H.T**	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F		481,50 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F		510,00 F

BIBL DU MUSEUM PARIS

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 33-1-60.47.92.12.
Télécopie : 33-1-60.46.57.19.
: 33-1-60.46.39.14.
Courrier électronique : écologie@worldnet.fr

IMPORTANT : *Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la* ***SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.***

Imprimerie Louis-Jean

Dépôt légal n°551 Juillet 1997

Source : MNHN

Source : MNHN

SOMMAIRE

ÉCOLOGIE

— TOME 28 - N° 2 —

Juin 1997

AULERT, C. & BERNARD, S.– Les Macreuses noires (*Melanitta nigra*) et brunes (*Melanitta fusca*) hivernant au large des côtes du Calvados : Relation entre le régime alimentaire et les peuplements macrozoobenthiques marins littoraux **107**

MAGDI, M.M., MOHAMED, A.B., LOUTFY, M. HASSAN & SPRINGUEL, I.V.– Effet des facteurs physio-géographiques sur la végétation du désert de la Réserve Biosphère du Wadi Allaqi, Égypte : une analyse multivariée. **119**

BRUNET, R.C..– Modifications de quelques paramètres physico-chimiques mesurés dans l'Adour au cours d'un cycle hydrologique annuel **129**

RASOLOFOHARINORO, M., BELLAN, M.F. & BLASCO, F.– La reconstitution végétale après l'agriculture itinérante à Andasibe-Périnet (Madagascar) **149**

PUYO, J.-Y.– L'affrontement phytogéographie - phytosociologie vu par les forestiers français (1920-1940) **167**

VANDERPOORTEN, A & KLEIN, J.-P.– Typologie bryologique des pelouses calcaires en Petite Camargue Alsacienne (Haut Rhin, France) appliquée à la gestion conservatoire des milieux semi-naturels **179**

RÉSUMÉ DE THÈSE **189**

ANALYSES D'OUVRAGES **191**

CONTENTS

AULERT, C. & BERNARD, S.– Common Scoters *(Melanitta nigra)* and Velvet Scoters (*Melanitta fusca*) wintering off the coasts of the Calvados : Relation between the sea macrozoobenthic populations on the littoral and their diet **107**

MAGDI, M.M., MOHAMED, A.B., LOUTFY, M. HASSAN & SPRINGUEL, I.V.– Effect of physiogeographical factors on desert vegetation Wadi Allaqi biosphere reserve, Egypt. A multivariate analysis **119**

BRUNET, R.C.– Modifications of physico-chemical parameters measured in the river Adour during an annual hydrological cycle. **129**

RASOLOFOHARINORO, M., BELLAN, M.F. & BLASCO, F.– Reconstitution of the vegetation after shifting agriculture in Andasibe-Périnet (Madagascar) **149**

PUYO, J.-Y.– The phytogeography-phytosociology confrontation seen by the French foresters **167**

VANDERPOORTEN, A & KLEIN, J.-P.– A bryological survey of the Petite Camargue Alsacienne (Haut-Rhin, France) for the ecological management of its calcareous grasslands **179**

THESIS REVIEW **189**

BOOKS REVIEWS **191**

ÉCOLOGIE **est indexée dans les bases de données BIOSIS, PASCAL et Cambridge Scientific Abstracts (Animal behavior, Ecology, Entomology, Oceanic et Water Ressources Abstracts)**

Source : MNHN